Pr 260 Ca (2e sér.) 5

ISBN 2-85653-115-6

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME 123

COLLOQUE INTERNATIONAL DU CNRS

DEUXIEME SYMPOSIUM SUR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES PARASITES DE VERTÉBRÉS 13-17 AVRIL 1981

BIBL. DU MUSEUM PARIS

publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1982

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Source : MNHN, Paris

Rc 260 C1
(1er ex)

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00132268 2
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie, Tome 123

COLLOQUE INTERNATIONAL
du Centre National de la Recherche Scientifique

DEUXIÈME SYMPOSIUM SUR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES PARASITES DES VERTÉBRÉS 13-17 AVRIL 1981

SECOND SYMPOSIUM ON HOST SPECIFICITY AMONG PARASITES OF VERTEBRATES 13-17 APRIL 1981

SOMMAIRE

LISTE DES PARTICIPANTS ET AUDITEURS 7
INTRODUCTION SUR LES PARASITES ; par A. Chabaud 11
INTRODUCTION SUR LES HÔTES 13
I. — Phylogénie des Mammifères : méthodes d'étude, résultats, problèmes ; par R. Hoffstetter 13
II. — Rongeurs myomorphes : problèmes posés ; par F. Petter 20
III. — Problèmes de systématique et de phylogénie des Rongeurs Hystricognathes ; par C. Denys. 22
IV. — Relations phylétiques chez les Oiseaux ; par C. Erard 23
V. — Documents et problèmes concernant la Biogéographie, la Phylogenèse et la Systématique des Sauriens (Reptiles Squamates) ; par S. Renous 31
VI. — Quelques exemples de tests pour évaluer la réciprocité des données de la Parasitologie et de Zoologie historique des Vertébrés ; par J. P. Gasc 36
MULTIPLE INFECTIONS OF PARASITES 39
Notes and questions ; par P. C. C. Garnham 43
Discussion 45
PHYLOGENETIC HOST SPECIFICITY OF CESTODES ; par M. D. B. Burt and L. Jarecka 47
Discussion 51
FACTORS INFLUENCING THE BIOLOGY AND MORPHOLOGY OF PARASITES ; par B. Czapliński 53
Discussion 59
THE ORIGINS AND EVOLUTION OF THE ACANTHOCEPHALA ; par S. Conway Morris and D. W. T. Crompton 61
Discussion 67

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

LES RÈGLES PARASITOPHYLÉTIQUES COMME PHÉNOMÈNE DE LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION ; par W. Eichler 69

SPECTRE D'HÔTES ET ÉVOLUTION DES NÉMATODES PARASITES DE VERTÉBRÉS ; par A. G. Chabaud 73

SPÉCIFICITÉ ET ÉVOLUTION PARALLÈLE HÔTES-PARASITES CHEZ LES MYOBIIDAE (ACARI) ; par A. Fain 77
Discussion 84

EVOLUTION OF THE STRONGYLOID NEMATODES OF AUSTRALIAN MARSUPIALS ; par I. Beveridge 87
Discussion 92

RELATIONS HÔTES-PARASITES CHEZ LES TRICHOSTRONGYLOÏDES ; par M.-C. Durette-Desset 93
Discussion 101

SPECIFICITY AND EVOLUTION OF THE ANOPLOCEPHALATE CESTODES OF MARSUPIALS ; par I. Beveridge 103
Discussion 109
Notes et discussions sur les marsupiaux et leurs parasites 111

SPECIFICITY IN CARNIVORE HOOKWORM HOST-PARASITE ASSOCIATION ; by G. A. Schad. 115
Discussion 120

HOST SPECIFICITY AND PHYLOGENY IN ANOPLURA ; by Ke Chung Kim 123
Discussion 127

HOST-PARASITE RELATIONS AND EVOLUTION OF THE METASTRONGYLOIDEA (NEMATODA) ; by R. C. Anderson 129
Discussion 132

EVOLUTION AND SPECIFICITY OF TRYPANOSOMA OF MAMMALS ; by J. R. Baker 135
Discussion 140
Notes et discussions sur « Édentés », Carnivores, « Pinnipèdes » et leurs parasites. 140

HOST SPECIFICITY IN ANOPLURA AND COEVOLUTION OF ANOPLURA AND MAMMALIA ; by H. W. Ludwig 145
Discussion 151

TICK-HOST SPECIFICITY ; by H. Hoogstraal et A. Aeschliman 153

ÉVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE DES TIQUES EN FONCTION DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE ; par P. C. Morel 173
Notes et discussions sur les ungulés et leurs parasites. 178

CESTODES IN MAMMALS : THE ZOOGEOGRAPHY OF SOME PARASITE-HOST ASSEMBLAGES ; by R. L. Rausch 179
Discussion 184

HELMINTHES DE MICROMAMMIFÈRES. SPÉCIFICITÉ, ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE DES CESTODES AROSTRILEPIDIDAE MAS-COMA ET TENORA, 1981 (CYCLOPHYLLIDEA : HYMENOLEPIDOIDEA) ; par S. Mas-Coma 185
Discussion 193

CONSIDÉRATIONS SUR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES CESTODES PARASITES DE MAMMIFÈRES INSECTIVORES ; par Cl. Vaucher 195
Discussion 200

LES SIPHONAPTÈRES ET LEURS HÔTES : RAPPORTS PHYLÉTIQUES, CONVERGENCES ET DÉVIATIONS ; par J. C. Beaucournu 203
Discussion 208
Notes et discussions sur les « Insectivores Primates » et leurs parasites 209
Notes et discussions sur les Chiroptères et leurs parasites 213

Source : MNHN, Paris

HYPOTHÈSES SUR LA PHYLOGÉNIE DES CYCLES ET SPECTRE D'HÔTES DES GOCCIDIOMORPHES ; par I. Landau. 215
Discussion 218

LES OXYURIDÉS D'ÉCUREUILS. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET ÉVOLUTION ; par J. P. Hugot. 219
Discussion 224

THE INFECTIVITY OF *STRONGYLOIDES* SPP. FOR SEVERAL RODENT HOSTS ; par G. Wertheim 227
Discussion 231
Discussions et notes sur les glires. 231

LA SPÉCIFICITÉ DES SCHISTOSOMES ; par C. Combes. 235
Discussion 244

SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES ACARIENS SARCOPTIFORMES PLUMICOLES ; par J. Gaud et W. T. Atyeo. 247
Discussion 254

HOST-PARASITE RELATIONSHIPS OF ASCARIDOID NEMATODES AND THEIR VERTEBRATE HOSTS IN TIME AND SPACE ; by J. F. A. Sprent 255
Discussion 262

NEMATODE PARASITES OF FROGS ; by M. R. Baker. 265
Discussion 270
Notes et discussions sur les oiseaux et leurs parasites 270

PROBLÈMES POSÉS PAR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES CESTODES PROTEOCEPHALIDEA ET PSEUDOPHYLLIDEA PARASITES DE POISSONS ; par L. Euzet.... 279
Discussion 287

HOST-SPECIFICITY AND CORRESPONDING EVOLUTION IN MONOGENEAN FLATWORMS AND VERTEBRATES ; by J. Llewellyn. 289
Discussion 293

QUELQUES ASPECTS DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES DIPLECTANIDAE BYCHOWSKY, 1957 (MONOGENEA. MONOPISTHOCOTYLEA) ; par G. Oliver..... 295
Discussion 301

SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE ET ÉVOLUTION DES MONOGENEA MONOCOTYLIDAE, PLATHELMINTHES PARASITES DE SÉLACIENS ; par A. Lambert. 303
Discussion 311

SPÉCIFICITÉ DES TRÉMATODES DE POISSONS ; par C. Maillard..... 313

REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE DES COPÉPODES PARASITES DE POISSONS EN RELATION AVEC CELLE DES HÔTES ; par A. Raibaut 319
Discussion 325

CLÔTURE DU COLLOQUE 326

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Ouvrage dédié à la mémoire du Professeur Jean G. Baer.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

LISTE DES PARTICIPANTS ET AUDITEURS

V. Aellen, Muséum d'Histoire Naturelle, C.P. 284, Route de Malagnou, 1211 GENÈVE 6, SUISSE.

A. Aeschlimann, Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, 11, rue Émile Argand, 2000, NEUCHÂTEL, SUISSE.

J. L. Albaret, Laboratoire de Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

R. C. Anderson, Dept of Zoology, College of Biological Science, University of Guelph, GUELPH, ONTARIO, CANADA N1G 2W1.

O. Bain, Laboratoire de Zoologie-Vers, Muséum d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

M. R. Baker, Laboratoire de Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

J. R. Baker, The Culture Centre of Algae & Protozoa, 36, Storey's Way, CAMBRIDGE CB3 ODT, ENGLAND.

J. C. Beaucournu, Parasitologie, Mycologie et Immunologie Parasitaire, Centre Hospitalier et Universitaire, Faculté de Médecine, Av. du Professeur Léon Bernard, 35043 RENNES Cedex, FRANCE.

J. Benex, Parasitologie Expérimentale, Institut Pasteur, 28, rue du Dr. Roux, PARIS 75015, FRANCE.

I. Beveridge, Institute of Medical & Veterinary Science, Box 14, Rundle Street PO, ADELAIDE, SOUTH AUSTRALIA 5000.

F. Bona, Istituto di Zoologia della Universita de Torino, Via Accademia Albertina 17, TORINO, ITALIE.

L. de Bonis, Paléontologie, Université de Poitiers, Faculté des Sciences, 40, Av. du Recteur Pineau, 86022 POITIERS, FRANCE.

Y. Boulard, Laboratoire de Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

R. Bour, Zoologie Reptiles & Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

R. Bourgat, Biologie Générale, Université de Perpignan, Avenue de Villeneuve, 66025 PERPIGNAN Cedex, FRANCE.

A. Brosset, Écologie Générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4, Av. du Petit Château, 91800 BRUNOY, FRANCE.

E. Brygoo, Zoologie Reptiles & Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

M. D. B. Burt, Dept of Biology, University of New-Brunswick, P.O.B. 4400, FREDERICTON, N.B., CANADA E3B 5A3.

J. Cabaret, Centre INRA de Tours, Station de Pathologie aviaire et de Parasitologie, NOUZILLY B.P. nº 1, 37380 MONNAIE, FRANCE.

A. Capron, Centre d'Immunologie et de Biologie parasitaire, Institut Pasteur, 15, rue Camille Guérin, 59019 LILLE Cedex, FRANCE.

J. Cassone, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

A. G. Chabaud, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05, FRANCE.

Source : MNHN, Paris

C. Combes, Biologie Animale, Centre Universitaire, Avenue de Villeneuve, 66025 PERPIGNAN Cedex, FRANCE.

D. W. T. Crompton, Molteno Institute, Downing Street, University of CAMBRIDGE, CB2 3EE, ENGLAND.

B. Czaplinski, Département de Biologie générale et Parasitologie, Académie Médicale, Chalubinskiego 5, VARSOVIE 02-004, POLOGNE.

C. Delamare-Debouteville, Écologie Générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4, Av. du Petit Château, 91800 BRUNOY, FRANCE.

C. Denys, Paléontologie des Vertébrés, PARIS VI, Tour 25, 3e étage, 4, Place Jussieu, 75005 PARIS.

G. Dubost, Écologie Générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4, Av. du Petit Château, 91800 BRUNOY, FRANCE.

C. Dufour, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

J. Dupouy, Biologie Générale, Université de Perpignan, Av. de Villeneuve, 66025 PERPIGNAN Cedex, FRANCE.

M.-C. Durette-Desset, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

B. Dutrillaux, Institut de Progénèse, Faculté de Médecine, 15, rue de l'École de Médecine, 75270 PARIS Cedex 06, FRANCE.

Wd. Eichler, Zoologisches Museum, Museum für Naturkunde der Humboldt Universität zu Berlin, Invalidenstr. 43, BERLIN, D.D.R. 104.

C. Erard, Zoologie Mammifères & Oiseaux, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, F 75231 PARIS.

L. Euzet, Parasitologie Comparée, U.S.T.L., Place Eugène Bataillon, 34060 MONTPELLIER, FRANCE.

A. Fain, Institut de Médecine Tropicale « Prince Léopold », Nationalestraat 155 B, 2000 ANTWERPEN, BELGIQUE.

J. C. Fischer, Paléontologie, Muséum national d'Histoire Naturelle, 8, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

J. C. Gantier, Parasitologie, Faculté de Pharmacie, Rue J. B. Clément, 92290 CHATENAY-MALABRY, FRANCE.

P. C. C. Garnham, Imperial College Field Station, Silwood Park, Ashurst Lodge, ASCOT Berks. SL5 7PY, ENGLAND.

J. P. Gasc, Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

J. Gaud, 5, Av. Colunel Evans, 06000 NICE, FRANCE.

M. Gayet-Gaudant, Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

Y. Golvan, Parasitologie, Faculté de Médecine St Antoine, 27, rue de Chaligny, 75571 PARIS Cedex 12, FRANCE.

D. Goujet, Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

E. Heintz, Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

S. Helluy, Parasitologie Comparée, U.S.T.L., Place Eugène Bataillon, 34060 MONTPELLIER, FRANCE.

A. Hennache, Éthologie et Conservation des Espèces animales, Muséum national d'Histoire naturelle, Parc Zoologique de Clères, 76690 CLÈRES, FRANCE.

R. Hoffstetter, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

H. Hoogstraal, U.S. Naval Medical Research Unit nº 3, c/o American Embassy, Medical Zoology Dept, CAIRO, ÉGYPTE.

J. P. Hugot, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

K. C. Kim, Dept of Entomology, College of Agriculture, The Pennsylvania State University, 106, Patterson Building, UNIVERSITY PARK, PENNSYLVANIA 16802, USA.

Source : MNHN, Paris

G. Kruse, Parasitology, Harold W. Manter Laboratory, University of Nebraska State Museum, UNL, 529-W Nebraska Hall, LINCOLN, NEBRASKA 68588, U.S.A.

A. Lambert, Parasitologie comparée, U.S.T.L., Place Eugène Bataillon, F 34060 MONTPELLIER Cedex.

I. Landau, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

R. Lavocat, 7, rue de l'Avenir, TEYRAN, 34160 CASTRIES, FRANCE.

N. Léger, Parasitologie, Faculté de Pharmacie, PARIS V, 4, Avenue de l'Observatoire, 75006 PARIS, FRANCE.

J. Llewellyn, Dept of Zoology & Comparative Physiology, The University of Birmingham, P.O. Box 363, BIRMINGHAM B 15 2TT, ENGLAND.

H. W. Lunwig, Zoologisches Institut, Morphologie/Ökologie, Universität HEIDELBERG, BRD.

G. Luffau, Station de Recherches de Virologie et Immunologie, INRA, Route de Thiverval, 78850 THIVERVAL-GRIGNON, FRANCE.

C. Maillard, Centre de Parasitologie et Pathologie comparées, U.S.T.L., Place E. Bataillon, 34060 MONTPELLIER Cedex, FRANCE.

S. Mas-Coma, Departamento de Parasitologia, Facultad de Farmacia, Universidad de Valencia, Paseo Blasco Ibañez 12, VALENCIA 10, ESPAGNE.

M. Matricon, Histophysiologie, Université P. & M. Curie, 12, rue Cuvier, 75005 PARIS, FRANCE.

F. Miltgen, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

P. Morel, Division de l'Enseignement, I.E.M.V.T., 10, rue Pierre et Marie Curie, 94700 MAISONS-ALFORT, FRANCE.

J. J. Morère, Zoologie Reptiles & Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

de Muizon, Paléontologie des Vertébrés, PARIS VI, Tour 25, 3e étage, 4, Place Jussieu, 75005 PARIS, FRANCE.

D. Muriti, Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, 11, rue Émile Argand, 2000 NEUCHÂTEL, SUISSE.

H. Nassi, Biologie Animale, Université de Perpignan, Avenue de Villeneuve, 66025 PERPIGNAN Cedex, FRANCE.

G. Oliver, Biologie Générale, Centre Universitaire, Av. de Villeneuve, 66025 PERPIGNAN Cedex, FRANCE.

G. Petit, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

A. Petter, Zoologie-Vers, Muséum national d'Histoire naturelle, 43. rue Cuvier, F 75231 PARIS Cedex 05.

F. Petter, Zoologie Mammifères & Oiseaux, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

G. Petter, Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

A. Raibaut, Ichthyologie et Parasitologie générale, U.S.T.L., Place E. Bataillon, F 34060 MONTPELLIER Cedex.

R. L. Rausch, Division of Animal Medicine SB-42, School of Medicine, University of Washington, SEATTLE, WASHINGTON 98195, USA.

S. Renous, Anatomie Comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

J. Richard, Institut de Zoologie & Biologie générale, Biologie animale, Université Louis Pasteur, 4, rue Blaise Pascal, 67 STRASBOURG, FRANCE.

G. A. Schad, The School of Veterinary Medicine, University of Pennsylvania, 3800 Spruce Street H1, PHILADELPHIA 19104, USA.

C. Seureau, Histophysiologie, Université P. & M. Curie, 12, rue Cuvier, 75005 PARIS, FRANCE.

J. F. A. Sprent, Dept of Parasitology, University of Queensland, Mill Road, ST. LUCIA, BRISBANE, Q. 4067 AUSTRALIA.

Source : MNHN, Paris

A. Sulahian, Parasitologie, U.E.R. Lariboisière-St. Louis, 15, rue de l'École de Médecine, F 75270 PARIS Cedex 06.

J. P. Trilles, Physiologie des Invertébrés U.S.T.L., Place Eugène Bataillon, 34060 MONTPELLIER Cedex, FRANCE.

C. Vaucher, Muséum d'Histoire Naturelle, C.P. 284, Route de Malagnou, 1211 GENÈVE 6, SUISSE.

S. Wenz, Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 PARIS, FRANCE.

G. Wertheim, The Hebrew University, Hadassah Medical School, Helminthology, P.O.B. 1172, JERUSALEM, ISRAËL.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION SUR LES PARASITES

PAR

A. CHABAUD

La notion de spécificité parasitaire a toujours été au centre de la parasitologie.

Elle est restée longtemps une « propriété » un peu mystérieuse du parasite, qui savait reconnaître, avec plus ou moins de finesse, l'hôte qui lui convenait, mais, depuis vingt-cinq ans, cette notion est tout à fait démystifiée. La spécificité parasitaire découle tout simplement des lois les plus générales de l'écologie. Ces vingt-cinq ans correspondent précisément au laps de temps qui nous sépare du 1er Symposium sur la spécificité parasitaire organisé par M. BAER à Neûchatel.

Le moment est venu de faire une nouvelle mise au point, car, même après avoir perdu de son mystère, cette notion de spécificité parasitaire reste passionnante à tous les points de vue.

Pour les uns, les immunologistes, tout est une question d'antigènes et d'anticorps, et notre collègue André CAPRON nous fournira un bref aperçu des brillants résultats auxquels ils parviennent.

Pour les autres, les biologistes moléculaires, tout est une question de membranes. Le mérozoïte infestant du Plasmodium doit avoir son code pour adhérer à son hématie.

Mais pour nous, naturalistes, la spécificité parasitaire découle avant tout de facteurs historiques. Si tel parasite est chez tel hôte, et dans telle région, c'est le résultat d'une longue série de vicissitudes et de périls auxquels il a su échapper depuis des millénaires.

La morphologie, les particularités biologiques sont des indices bien difficiles à manier pour tenter de reconstituer cette histoire si complexe, qu'il importe de rétablir approximativement pour comprendre les mécanismes évolutifs et les impératifs souvent inattendus de tous ces parasites. Aucune des compétences si riches et variées de cette assemblée ne sera superflue pour progresser dans cette voie.

L'essentiel du colloque consiste donc, pour les parasitologistes, à tenter de fournir aux Vertébristes tous les documents parasitologiques qui peuvent éventuellement leur être utiles. Les Vertébristes, inversement, pourront fournir aux Parasitologistes les précisions chronologiques, phylétiques et biogéographiques concernant les hôtes, qui sont souvent très difficiles à trouver dans la littérature.

En outre, la simple énumération des problèmes d'actualité qui se posent pour les Vertébrés peut orienter certains travaux de parasitologie dans les années à venir.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION SUR LES HÔTES

I. — PHYLOGÉNIE DES MAMMIFÈRES : MÉTHODES D'ÉTUDE, RÉSULTATS, PROBLÈMES

PAR

R. HOFFSTETTER

Ces dernières années ont été marquées par une extraordinaire recrudescence des travaux consacrés à la phylogénie, recrudescence déclenchée par la diffusion (1966) du livre de W. Hennig sur la « Systématique phylogénétique ». En fait Hennig, sans méconnaître l'importance de l'anagénèse (changements évolutifs dans le temps), s'est spécialement intéressé à la cladogénèse (succession de branchements dans les lignées évolutives, d'où isolement reproductif de clades), son but étant de réaliser une classification strictement phylogénétique (ou, mieux, cladistique).

Cet objectif a provoqué des réactions passionnées, pour ou contre ; en effet une telle classification, théoriquement possible mais difficile en néontologie, devient à la limite utopique si l'on veut y inclure toutes les formes éteintes, notamment les groupes souches.

Cependant, l'œuvre essentielle de Hennig est une *méthode* (analyse cladistique) visant à édifier des hypothèses testables (sous forme de cladogrammes) concernant les relations phylogénétiques entre taxons. Sur ce point au moins, l'apport est indéniable et aurait dû recueillir un accord général. Hennig apporte une grande rigueur dans les définitions : caractères homologues ; états plésiomorphes (primitifs) et apomorphes (dérivés) ; synapomorphie (héritage par plusieurs taxons d'un caractère dérivé, à partir d'un ancêtre commun) ; groupes mono- para- et polyphylétiques ; groupes frères (issus d'une même dichotomie). Les démarches importantes sont la recherche des synapomorphies et la reconnaissance des groupes frères. Mais il est parfois difficile de distinguer synapomorphies, parallélismes et convergences, sans compter les problèmes posés par d'éventuelles réversions : d'où des cladogrammes apparemment contradictoires qu'il faut tester. Pour cela les comparaisons doivent porter sur les divers caractères morphologiques (s.l.), mais aussi physiologiques, écologiques et éthologiques. On fait aussi appel à la caryologie (nombre, forme et structure des chromosomes), à l'immunologie (distances antigéniques) et à la biochimie (analyse séquentielle des protéines et de l'ADN). Enfin, la paléontologie fait connaître des fossiles (également soumis à l'analyse cladistique) qui illustrent des lignées ancestrales ou collatérales et aussi des groupes éteints ; leur distribution apporte des contraintes à la construction d'arbres phylogénétiques et permet de restituer l'histoire des groupes dans le temps et dans l'espace.

La parasitologie, elle aussi, peut et doit jouer son rôle dans de telles recherches. Hennig le reconnaît, mais reste assez réservé. Il n'admet pas la généralité de la « règle de Fahrenholz » énoncée par Eichler, selon laquelle la cladogénèse des parasites se calquerait sur celle des hôtes. La prudence s'impose, en effet. Une modification de l'hôte ne provoque pas nécessairement un changement chez le parasite ; elle peut même entraîner simplement un abandon de la part de ce dernier. De plus un parasite peut parfois passer d'un hôte à un autre, même si ceux-ci sont très éloignés phylogénétiquement.

Même dans les meilleurs cas, une fausse interprétation peut résulter d'une connaissance erronée

Source : MNHN, Paris

de la phylogénie du groupe parasite, phylogénie qui doit être établie avec la même rigueur que celle des hôtes. A titre d'exemple, Hennig discute le travail de Rubtzov (1939) sur les Diptères Gasterophilidae dont trois genres (*Gasterophilus*, *Gyrostigma* et *Cobboldia*) parasitent respectivement les Équidés, les Rhinocéros et les Éléphants ; il montre que plusieurs interprétations sont possibles. Des discussions comparables, parfois même plus argumentées, apparaissent dans les travaux des parasitologues, notamment ceux émanant du Laboratoire du Professeur Chabaud. Mais on y trouve aussi des cas exemplaires, en particulier l'étude des Nématodes parasites des Rongeurs hystricognathes (Caviomorphes néotropicaux et Phiomorphes afro-asiatiques). La distribution des Heligmosomes (M.-C. Durette-Desset 1971) et celle des Oxyures du genre *Evaginuris* (J.-C. Quentin 1973) apportent un solide appui à la légitimité du taxon Hystricognatha et à l'hypothèse (fondée sur l'anatomie comparée, la paléontologie et la paléobiogéographie) selon laquelle les Caviomorphes sud-américains s'enracinent dans les Phiomorphes africains, les fondateurs ayant traversé, grâce à des radeaux naturels, l'Atlantique encore peu élargi, vers la fin de l'Éocène (env. — 40 M.A.) (voir publications Lavocat et Hoffstetter).

Mais il est évident que cette méthode parasitologique a des limites et qu'elle peut achopper devant des groupes par trop divergents. Ainsi il est pratiquement certain que, dans la faune actuelle, les Oiseaux et les Crocodiles sont deux groupes frères, puisque seuls survivants des Archosauriens ; mais leur physiologie et leur mode de vie sont si différents qu'il serait illusoire d'espérer pouvoir démontrer, par la parasitologie, que les Crocodiles sont phylogénétiquement plus proches des Oiseaux que des Lézards !

Quoi qu'il en soit, la parasitologie est très loin d'avoir épuisé ses possibilités dans ce domaine. Il est même probable qu'un recensement systématique des connaissances déjà acquises (mais dispersées et non connues du profane) permettrait de résoudre bien des problèmes, surtout ceux qui concernent les groupes d'hôtes où les recherches phylogénétiques sont le plus avancées : c'est le cas des Vertébrés et surtout des Mammifères, qui ont fait l'objet de travaux pluridisciplinaires.

On trouvera ci-après un très bref aperçu des résultats généraux et de quelques problèmes relatifs à la phylogénie des principaux groupes de Mammifères actuels (seuls accessibles au parasitologue). Cet aperçu, qui pourrait être beaucoup plus développé, n'a aucune prétention, mais peut-être orientera-t-il quelques recherches ? Selon les cas, les spécialistes de parasites pourront, en ce qui concerne la phylogénie des Mammifères, tester les limites de leurs possibilités, apporter des arguments dans le choix des hypothèses, ou faire quelque suggestion lorsqu'aucune solution n'est en vue.

Marsupiaux

Avant que ne renaissent les concepts mobilistes en paléogéographie, on admettait généralement, à la suite de Matthew et de Simpson, que l'Australie et l'Amérique du Sud avaient été peuplées indépendamment par des Marsupiaux originaires de Laurasie (Eurasie et Amérique du Nord). Cette hypothèse n'est plus soutenable dans l'état actuel de nos connaissances paléontologiques et paléogéographiques. Les Marsupiaux et Placentaires apparaissent comme deux groupes frères, différenciés par ségrégation géographique due à l'ouverture progressive des Océans Indien et Atlantique ; de ce fait, les deux groupes ont évolué séparément depuis plus de 110 M.A. (130 M.A. selon les biochimistes Air *et al.* 1971). L'essentiel de l'histoire des Marsupiaux a eu lieu dans la « guirlande » de continents formée par l'Australie (+ Nouvelle-Guinée), l'Antarctide et les Amériques Sud et Nord (cf. Hoffstetter 1970-1976). Il en résulte que, dans la faune actuelle, les Marsupiaux australo-papous et néotropicaux sont beaucoup plus proches phylogénétiquement qu'on ne l'a cru. Les Mallophages parlent dans le même sens (Vanzolini & Guimarães 1955). On a aussi invoqué la distribution du Cestode *Linstowia* (d'ap. Spasski 1951), mais, selon les spécialistes, un contrôle est nécessaire. Il serait souhaitable que soit reprise dans son ensemble la question des parasites (ecto- et endo-) des Marsupiaux dans cette optique.

Parmi les Marsupiaux carnassiers, le Loup de Tasmanie (*Thylacinus*) pose un problème : par certains caractères, il apparaît plus proche des Borbyaenidae fossiles sud-américains que des Dasyuridae australiens. Résulte-t-il d'une migration tardive d'origine sud-américaine ? ou est-ce un Dasyu-

Source : MNHN, Paris

ridé qui aurait acquis par convergence des caractères de Borhyaenidae ? Les parasites de *Thylacinus* apportent-ils des éléments de discussion ?

Notons enfin que la parasitologie pourrait peut-être projeter quelque lumière sur les relations phylogénétiques de certains groupes assez isolés dans la faune actuelle : Caenolestidae sud-américains et Peramelidae (Bandicoots) australiens.

« Insectivores »

Parmi les Placentaires, l'ancien « ordre » des « Insectivores » est à présent démembré. Il inclut évidemment le groupe souche éteint (Proteutheria dans la nomenclature actuelle) où s'enracinent les « Insectivores » modernes et les autres ordres de Placentaires.

Dans les « Insectivores » modernes, on a depuis longtemps distingué les Lipotyphla, dépourvus de cæcum ; parmi ceux-ci, l'ensemble des Erinaceidae (Hérissons), Talpidae (Taupes) et Soricidae (Musaraignes) est considéré comme un groupe naturel, essentiellement laurasiatique. En revanche, certaines formes africano-malgaches (Tenrecidae, Chrysochloridae) et antillaises (Solenodontidae), bien qu'elles soient aussi dépourvues de cæcum, se singularisent par le type zalambdodonte de leurs molaires. Les opinions restent partagées à leur sujet, selon que l'on considère leur « zalambdodontie » comme un caractère dérivé (le plus probable) ou primitif.

Quant aux « Insectivores » munis d'un cæcum (Menotyphla des anciennes classifications), ils constituent un ensemble hétérogène où l'on distingue, comme groupes actuels : les Macroscelidea (Musaraignes à trompe), les Dermoptera (Galéopithèques) et les Scandentia (Tupaïdae), les deux derniers pouvant s'enraciner au voisinage des Primates (voir plus loin).

Il y a dans tout cela un ensemble hétérogène où la parasitologie pourrait être utile.

Chiroptères

L'origine des Chiroptères est encore assez obscure. Ce sont évidemment des « Insectivores » volants, mais les plus anciens fossiles connus (Éocène) sont déjà de vraies Chauves-Souris. Sur des bases anatomiques, Gregory (1910) a proposé de réunir en un même superordre (Archonta) les Primates, les Tupaïdae, les Dermoptères et les Chiroptères. Une analyse cladistique conduit des auteurs modernes (McKenna, 1975 ; Szalay 1977) à adopter cette même opinion. En revanche les immunologistes (Goodman, Sarich) reconnaissent la proximité des trois premiers groupes, mais en séparent complètement les Chiroptères.

A l'intérieur de l'ordre, une coupure marquée sépare les Mégachiroptères (Pteropidae = Roussettes) des Microchiroptères, ces derniers ayant subi une importante radiation (4 superfamilles, 16 familles) (cf. Van Valen 1979). Ici encore, un tableau parasitologique détaillé rendrait service.

Primates

Les auteurs s'accordent à considérer les Primates comme un groupe naturel (monophylétique), en en excluant les Tupaïdae (qui apparaissent comme le groupe frère dans la faune actuelle). Trois groupes bien tranchés figurent dans la faune moderne : ce sont les Strepsirhini (Lémuriens et Ayeaye de Madagascar, Pottos et Galagos d'Afrique et Loris d'Asie tropicale), les Tarsiers (îles du SE asiatique) et les Simiiformes (Singes et Hommes). Il semble que ce soit là l'ordre dans lequel ils se sont séparés et différenciés, à partir d'un tronc commun. En effet, l'anatomie comparée (analyses cladistiques) et la biochimie (immunologie, hémoglobine) font apparaître les Strepsirhini comme le groupe frère des Haplorhini (Tarsiers et Simiiformes), et les Tarsiers comme celui des Simiiformes. Une analyse plus détaillée conduit à des cladogrammes montrant les relations réciproques des superfamilles, familles et sous-familles (cf. Hoffstetter 1972-1979). Sans aucun doute les Primates sont l'ordre le plus étudié

Source : MNHN, Paris

parmi les Mammifères (voir Szalay & Delson 1979). Cependant, quelques points alimentent encore des controverses.

Dans la faune malgache, les petits Lémuriformes de la famille des Cheirogaleidae (*Microcebus*, *Cheirogaleus* et *Phaner*) partagent avec les Lemuroidea avérés de nombreux caractères (au point qu'ils ont été longtemps admis comme une simple sous-famille des Lemuridae) ; mais d'autres traits (présence d'une « carotide antérieure » notamment) évoquent les Lorisoidea afro-asiatiques et surtout les Galagos. En sorte que, selon les auteurs, les Cheirogaleidae sont rattachés à l'une ou l'autre superfamille, avec, comme conséquence, d'importantes répercussions paléobiogéographiques (nombre et sens des migrations qui ont dû intervenir entre l'Afrique et Madagascar).

Alors que l'Aye-aye (*Daubentonia*) apparaît comme le Primate le plus aberrant de la faune malgache, classiquement admis comme une superfamille propre, l'interprétation de ses caractères dentaires (morphologie et éruption) a conduit certains auteurs modernes à le regrouper avec les Indriidae et à opposer l'ensemble résultant aux Lemuridae. Les immunologistes et bien des anatomistes restent en désaccord !

Les Singes de l'Ancien Monde (Catarrhiniens) et ceux du Nouveau Monde (Platyrrhiniens) constituent apparemment un groupe naturel, confirmé par l'analyse cladistique et la biochimie. Cependant, ils sont attestés respectivement en Afrique et en Amérique du Sud dès le début de l'Oligocène, tandis qu'aucun Singe n'est connu en Laurasie avant le Miocène. D'où deux hypothèses possibles ; ou bien les deux groupes se sont différenciés indépendamment à partir de souches « prosimiennes » eurasiatiques et nord-américaines (ce qui impliquerait une accumulation invraisemblable de parallélismes) ; ou bien les Platyrrhiniens sont une branche originaire d'Afrique, qui aurait colonisé l'Amérique du Sud (migration transatlantique par radeaux naturels) vers la fin de l'Éocène (env. — 40 M.A.). Cette dernière hypothèse trouve des appuis dans la découverte en Afrique de Singes oligocènes très proches des Platyrrhiniens. Elle concorde d'autre part avec l'estimation, par les immunologistes, de l'ancienneté du dernier ancêtre commun des deux groupes de Singes. Du point de vue parasitologique, elle trouve apparemment un appui dans les documents présentés par Cameron (1960), mais ceux-ci sont discutables ou erronés (Chabaud et Quentin, *in* Hoffstetter 1971) ; cependant, d'après Chabaud (*ibid.*), les Subuluridae parlent bien en faveur du caractère naturel (monophylétique) des Simiiformes, car le genre *Primasubulura* parasite les Singes (avec deux sous-genres respectivement inféodés aux Catarrhiniens et aux Platyrrhiniens), tandis que ce sont d'autres genres qui infestent les Lémuriformes (*Subulura*) et les Tarsiers (*Tarsisubulura*). D'autres groupes parasites pourraient peut-être renforcer ces indications.

Carnivores (incl. « Pinnipèdes »)

Les Carnivores sont aussi un groupe très étudié. Ils dérivent des Miacidae (Paléocène-Éocène) et ont supplanté les Créodontes. Essentiellement laurasiatiques, ils n'ont colonisé que tardivement l'Afrique et Madagascar d'une part, l'Amérique du Sud d'autre part.

Les formes terrestres (Fissipèdes) comprennent deux divisions majeures, englobant 7 familles actuelles : « Arctoidea » (Mustelidae, Canidae, Procyonidae, Ursidae) et « Aeluroidea » (Viverridae, Felidae, Hyaenidae). Malgré les nombreux travaux déjà réalisés, divers problèmes subsistent.

La faune malgache comprend des Viverridae indiscutables (venus d'Afrique) et un genre très curieux, *Cryptoprocta*, interprété soit comme un Félidé (hypothèse peu probable), soit plutôt comme un Viverridé ayant acquis un faciès félinoïde (en l'absence de Félins sauvages à Madagascar).

Parmi les Felidae, la plupart des zoologistes placent dans un genre (*Leo* = *Panthera*) l'ensemble Lion, Tigre, Léopard, Panthère, Once et Jaguar, distinct du genre *Felis* (Chats divers, Lynx, Ocelot, Yaguarundi, Puma...). D'autres préconisent soit un regroupement, soit une fragmentation extrême de ces deux ensembles.

Le Guépard (*Acinonyx*), coureur à griffes non rétractiles, est généralement placé assez à part. Cependant la structure des chromosomes conduit J. de Grouchy (1974) à rapprocher le Guépard du

Source : MNHN, Paris

genre *Leo*, dont il se distingue par *une* inversion chromosomique : noter qu'on pourrait tout aussi bien le rapprocher du Puma, dont il ne diffère (sur la même base) que par *une autre* inversion !

Parmi les Canidae, Simpson (1945) a revalidé une sous-famille des Simocyoninae réunissant les genres actuels *Lycaon* (Afrique), *Cuon* (Asie) et *Speothos* (Amérique du Sud) et divers fossiles, chez lesquels on observe une même spécialisation de la carnassière. Comme Simpson l'envisageait lui-même, il s'agit d'un groupement artificiel de formes convergentes.

Les Pandas asiatiques ont de tout temps défié les taxonomistes. On n'admet plus aujourd'hui la légitimité de leur regroupement. Le petit Panda (*Ailurus*) est possiblement un Procyonidé, mais des doutes demeurent ; on a retrouvé un genre voisin (*Parailurus*) dans le Pliocène, en Europe d'abord, puis, tout récemment (Tedford & Gustafson 1977), en Amérique du Nord, illustrant une ancienne extension laurasiatique. Le Grand Panda (*Ailuropoda*) a aussi été placé dans les Procyonidae ; les travaux récents le rapprochent des Ursidae et plus précisément des genres fossiles *Agriotherium* et *Indarctos* (Miocène sup. d'Asie) ; on en fait une sous-famille des Ursidae, ou une famille particulière (Agriotheriidae ou Ailuropodidae) : voir Chorn & Hoffman 1978 ; Thenius 1979 ; Hendey 1980.

Mais le problème le plus sérieux concerne les formes adaptées à la vie marine, classiquement placées dans un sous-ordre particulier (Pinnipèdes). L'analyse cladistique conduit à distinguer deux ensembles : les Phoques et Éléphants de mer dériveraient des Mustelidae, tandis que les Otaries et les Morses s'enracineraient dans les Ursidae (Tedford 1976) ou dans les Canidae (R. J. G. Savage 1977). Cette nouvelle conception condamne le taxon Pinnipèdes (diphylétique) et conduit à inclure les deux constituants dans des superfamilles distinctes de l'ordre Carnivora.

Ongulés (s.l.)

Bien que le terme soit discutable, on est en droit de rassembler sous le nom d'Ongulés un ensemble apparemment monophylétique qui s'enracine dans les, ou au voisinage immédiat des Condylarthers fossiles, mais la phylogénie de cet ensemble est particulièrement difficile à débrouiller. A tel point que McKenna (1975), dans sa récente classification des Mammifères, a renoncé à ordonner phylogénétiquement les constituants de son « grandorder » Ungulata (dans lequel il inclut 19 ordres, dont les Cétacés).

Classiquement, on réunit sous le nom de Pénongulés (= Subongulés) des groupes apparemment très différents, dont trois seulement (tous d'origine africaine) survivent aujourd'hui : Proboscidiens, Siréniens et Hyracoïdes. Les deux premiers sont certainement apparentés (groupes frères ?), malgré leur mode de vie et leurs adaptations ; à cet égard, l'étude du fossile *Moeritherium* (Éocène-Oligocène d'Afrique) est convaincante. En revanche les Hyracoïdes (Damans) restent très problématiques quant à leurs relations précises ; de sorte que toute information les concernant serait la bienvenue.

Les Périssodactyles sont aujourd'hui en très forte régression. Ils ne comprennent que les Tapirs (un seul genre, à habitat disjoint), les Rhinocéros (4 genres) et les Équidés (un genre). Les relations entre ces trois groupes sont assez claires, grâce d'ailleurs aux fossiles. Mais les rapports précis entre les divers Équidés (Caballins, Asiniens, Zébrins), tous membres du grand genre *Equus*, restent obscurs.

Au contraire des précédents, les Artiodactyles sont encore en pleine expansion. On y distingue trois grands groupes : Suiformes (Cochons et Hippopotames), Tylopodes (Camélidés) et Ruminants (Chevrotains, Cervidés, Giraffidés, Antilocapridés et Bovidés), dont l'histoire est assez bien connue dans ses grandes lignes (toujours grâce à la paléontologie). Mais la phylogénie des familles buissonnantes (Cervidés, avec 16 genres actuels, et surtout Bovidés, qui comptent encore 53 genres vivants) est presque indéchiffrable.

Source : MNHN, Paris

Glires (Rongeurs et Lagomorphes)

D'abord réunis en une même cohorte (Glires), les Rongeurs et les Lagomorphes ont été ensuite considérés comme très éloignés phylogénétiquement, et McKenna (1975) place encore les Rongeurs dans une cohorte *incertae sedis* ! Les récentes découvertes dans le Paléocène de Chine (Li, 1977) incitent au contraire à leur rechercher une origine commune dans les Anagalida (Proteuthériens) de l'Est asiatique.

L'histoire des Lagomorphes (Léporidés et Ochotonidés = Lagomyidés) est aujourd'hui connue de façon satisfaisante.

Au contraire, les Rongeurs (avec 30 familles actuelles et d'innombrables espèces), pourtant très étudiés par de nombreux spécialistes, posent de multiples problèmes même au niveau des relations suprafamiliales. Il semble que leur radiation ait été d'emblée explosive, de sorte que les arbres phylétiques proposés évoquent la taille dite « en palmette », selon l'expression de R. Lavocat. Le cas des Hystricognathes a déjà été évoqué, comme exemplaire. Un autre groupe, celui des Myomorphes est assez bien circonscrit, mais extraordinairement buissonnant, à un degré inconnu ailleurs. Les Sciuromorphes sont sans doute hétérogènes (ils incluent des groupes rapprochés par des symplésiomorphies). Et finalement, divers groupes alimentent encore des débats et restent *incertae sedis* dans les classifications : ce sont notamment (pour nous en tenir toujours aux familles actuelles) les Castoridés (pentalophodontes non hystricomorphes) et aussi les Cténodactylidés, Anomaluridés et Pédétidés (hystricomorphes non hystricognathes). Une approche pluridisciplinaire est ici particulièrement souhaitable.

« Édentés »

On a rassemblé autrefois les divers Placentaires édentés ou « mal dentés » dans un grand super-ordre, aujourd'hui démembré.

Les Xénarthres néotropicaux forment le groupe majeur, le seul qui ait réalisé une véritable radiation. Ils sont aujourd'hui représentés par des Tatous (9 genres), des Fourmiliers (3 genres) et des Paresseux arboricoles (2 genres), illustrant autant de types biologiques originaux, à régime alimentaire varié (omnivore, myrmécophage et phyllophage). Mais les fossiles étaient encore plus extraordinaires, incluant en particulier de singuliers herbivores (Gravigrades et Glyptodontes) dont certains ont atteint des tailles gigantesques. Malgré cette diversité, il s'agit d'un ensemble naturel, comme le démontrent diverses synapomorphies (xénarthrie, union sacro-ischiatique...). Mais en outre les Xénarthres sont remarquables par la rétention de nombreux caractères primitifs, certains uniques chez les Placentaires, ce qui oblige à les insérer très tôt sur le tronc commun (Proteuthériens) de ces derniers ; sans doute en représentent-ils un des tout premiers rameaux. Ils dérivent probablement d'une souche nord-américaine, celle même qui aurait donné localement les Paléanodontes (éteints à l'Oligocène), tandis que le groupe frère émigrait en Amérique du Sud pour s'y différencier en Xénarthres. Ceux-ci ont occupé une place importante dans les biocœnoses sud-américaines. Ils ont même réussi à coloniser les Grandes Antilles (par mer) et l'Amérique du Nord (par mer d'abord, puis par l'isthme de Panama). En ce qui concerne la parasitologie, M.-C. Durette-Desset (1971) décrit une lignée d'Heligmosomes, les Moennigiinae, que l'on ne connaît que chez les Xénarthres (Tatous et Fourmiliers) ; il serait intéressant de savoir s'ils parasitent aussi les Paresseux ; leur éventuelle absence pouvant d'ailleurs être liée au régime alimentaire (phyllophage), très différent.

Les Pangolins (Pholidotes) ont longtemps été regroupés avec les précédents. Et même R. Emry (1970) proposait d'y inclure les Paléanodontes. En fait, la découverte récente d'un véritable Pangolin, *Eomanis*, déjà bien différencié, dans l'Eocène moyen d'Allemagne (G. Storch, 1978) oblige à reconsidérer les conclusions antérieures. Manifestement, par leurs caractères et par leur paléobiogéographie, les Pangolins constituent un ordre distinct (Pholidota), originaire du Vieux Monde où il s'est largement répandu. Il se peut même qu'il ait pénétré en Amérique du Nord à l'Oligocène (*Patriomanis ameri-*

Source : MNHN, Paris

canus décrit par Emry et maintenu par Storch dans les Pholidotes). Mais il ne présente pas de parenté étroite avec les Paléanodontes, ni avec les Xénarthres.

Les Oryctéropes (TUBULIDENTÉS), aujourd'hui exclusivement africains, ont atteint autrefois l'Eurasie et Madagascar. Ils sont très différents des divers groupes précédents. Paléontologiquement, ils restent très isolés car on ne connaît pas les formes non spécialisées qui les ont précédés. Leur anatomie suggère une parenté lointaine avec les Ongulés (voir Patterson, 1975).

BIBLIOGRAPHIE

AIR, G. M., E. O. P. THOMPSON, B. J. RICHARDSON & G. B. SHARMAN, 1971. — Amino-acid sequences of Kangaroo myoglobin and haemoglobin and the date of Marsupial-Eutherian divergence. *Nature*, 229 : 391-394.

CAMERON, T. W. M., 1960. — Southern intercontinental connections and the origin of the Southern Mammals. *In* : Evolution, its Science and Doctrine, Univ. Toronto Press : 79-89.

CHORN, J. & R. S. HOFFMANN, 1978. — Ailuropoda melanoleuca. *Mammalian Species*, 110 : 6 p.

DURETTE-DESSET, M. -Cl., 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, nlle sér., A, LXIX : 126 p.

EMRY, R. J., 1970. — A North american Oligocene Pangolin and other additions to the Pholidota. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 142 (6) : 455-510.

GROUCHY, J. de, 1974. — L'évolution des chromosomes. *La Recherche*, V (44) : 325-336.

HENDEY, Q. B., 1980. — *Agriotherium* (Mammalia, Ursidae) from Langebaanweg, South Africa, and relationships of the genus. *Annls S. Afri. Mus.*, 81 (1) : 109 p.

HENNIG, W., 1966. — Phylogenetic systematics. 1. vol., *Univ. Illinois Press*, Chicago.

HOFFSTETTER, R., 1970. — L'histoire biogéographique des Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux-Placentaires. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 271, sér. D : 388-391.

HOFFSTETTER, R., 1972. — Données et hypothèses concernant l'origine et l'histoire biogéographique des Marsupiaux. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 274, sér. D : 2635-2638.

HOFFSTETTER, R., 1972. — Origine et dispersion des Rongeurs Hystricognathes. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 274, sér. D : 2867-2870.

HOFFSTETTER, R., 1972. — Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents australs comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. *Anais Acad. Brasil. Ciênc.* 43 (supl.) : 125-144.

HOFFSTETTER, R., 1972. — Relationships, origins and history of the Ceboid Monkeys and Caviomorph rodents : a modern reinterpretation. *Evol. Biol.*, VI : 323-347.

HOFFSTETTER, R., 1974. — Phylogeny and geographical deployment of the Primates. *Journ. Human Evol.*, 3 : 327-350.

HOFFSTETTER, R., 1975. — Les Marsupiaux et l'histoire des Mammifères : aspects phylogéniques et chorologiques. Coll. Intern. C.N.R.S. nº 218 : 591-610.

HOFFSTETTER, R., 1976. — Histoire des Mammifères et dérive des continents. *La Recherche*, 7 (64) : 124-138.

HOFFSTETTER, R., 1976. — El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricognathi (Rodentia). Actas 1º Congr. Argent. Pal. Bioestr., Tucumán 1974, II : 505-528.

HOFFSTETTER, R., 1977. — Primates : filogenia e historia biogeográfica. *Studia Geologica*, XIII : 211-253.

HOFFSTETTER, R., 1977. — Phylogénie des Primates. Confrontation des résultats obtenus par les diverses voies d'approche du problème. *Bull. et Mém. Soc. Anthrop. Paris*, sér. XIII (4) : 327-346.

HOFFSTETTER, R., 1979. — Controverses actuelles sur la phylogénie et la classification des Primates. *Bull. et Mém. Soc. Anthrop. Paris*, sér. XIII (6) : 305-332.

HOFFSTETTER, R., 1980. — Origin and deployment of New World monkeys emphasizing the Southern continents route. *In* : Evolutionary Biol. of the New World Monkeys and continental Drift, Chiarelli & Ciochon, Eds, art. 5 : 103-122, *Plenum Press*, New York & London.

Source : MNHN, Paris

Hoffstetter, R. & R. Lavocat, 1970. — Découverte dans le Déséadien de Bolivie de genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des Rongeurs Caviomorphes. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 271, sér. D : 172-175.

Lavocat, R., 1969. — La systématique des Rongeurs Hystricomorphes et la dérive des continents. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 269, sér. D : 1496-1497.

Lavocat, R., 1976. — Rongeurs Caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. II. Rongeurs du Bassin déséadien de Salla-Luribay. *Palaeovertebrata*, 7 (3) : 15-90.

Li Chuan-Kuei, 1977. — Paleogene Eurymyloids (Anagalida, Mammalia) of Qianshan, Anhui. *Vert. PalAsiatica*, XV (2) : 103-118.

McKenna, M. C., 1975. — Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. *In* : Phylogeny of the Primates, Luckett & Szalay, Eds. : 21-46, *Plenum Press*, New York & London.

Patterson, B., 1975. — The fossil Aardvarks (Mammalia : Tubulidentata). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 147 (5) : 195-237.

Quentin, J. C., 1973. — Affinités entre les Oxyures parasites de Rongeurs Hystricidés, Erethizontidés et Dinomyidés. Intérêt paléobiogéographique. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 276, sér. D : 2015-2017.

Rubtzov, J. A. K., 1939. — On the evolution of bot-flies (Gastrophilidae) in connection with the history of their hosts. *Zool. J.*, 18 : 669-684.

Savage, R. J. G., 1977. — Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology*, 20 (2) : 237-271.

Simpson, G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85 : xvi + 350 p.

Spasski, A. A., 1951. — Anoplocephalate tapeworms of domestic and wild animals. Essentials in cestology. *Acad. Sci. U.S.S.R.*, Moscou, 1 : xii + 783 p.

Storch, G., 1978. — *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der « Grube Messel » bei Darmstadt (Mammalia : Pholidota). *Senckenb. Lethaea*, 59 (4/6) : 503-529.

Szalay, F. F., 1977. — Phylogenetic relationships and a classification of the Eutherian Mammalia. *In* : Hecht *et als.*, Eds, Major patterns in Vertebrate Evolution : 315-374, *Plenum Press*, New York.

Szalay, F. F. & E. Delson, 1979. — Evolutionary history of the Primates, 1 vol. : 580 p., Acad. Press, New York, London.

Tedford, R. H., 1976. — Relationships of Pinnipeds to other Carnivores (Mammalia). *Syst. Zool.*, 25 (4) : 363-374.

Tedford, R. H. & E. P. Gustafson, 1977. — First North American record of the extinct panda *Parailurus*. *Nature*, 265 (5595) : 621-623.

Thenius, E., 1979. — Die taxonomische und stammesgeschichtliche Position des Bambusbären (Carnivora, Mammalia). Gebiss-Analyse und Fossildokumentation. *Anz. math.-nat. Kl. Österr. Akad. Wissensch.*, Jahrg. 1979 (1) : 67-78.

Van Valen, L., 1979. — The evolution of bats. *Evol. Theory*, 4 : 103-121.

Vanzolini, P. E. & L. R. Guimarães, 1955. — South American land Mammals and their lice. *Evolution*, IX (3) : 345-347.

II. — RONGEURS MYOMORPHES : PROBLÈMES POSÉS

par

F. Petter

Cricétinés

Les premiers rongeurs cricétoïdes paraissent être nés à l'Éocène d'Amérique du Nord. La répartition des Cricétidés devient holarctique à l'Oligocène mais une radiation nord-américaine paraît avoir donné naissance sur place aux Cricétidés actuels d'Amérique du Nord (Hespéromyinés) ; quelques-uns

Source : MNHN, Paris

de ces Hespéromyinés sont à l'origine des Cricétidés d'Amérique du Sud ; mais par la suite, certains de ces Cricétidés qui sont issus d'une radiation en Amérique du Sud seraient revenus en Amérique du Nord où ils vivent au milieu des descendants directs de leurs ancêtres communs.

Il se pose donc 3 types de problèmes :

1) les rapports des Hespéromyinés d'Amérique du Nord avec les autres Cricétidés actuels du monde (Cricétinés, Platacanthomyinae de l'Inde, Lophiomyinés, Spalacinés et Myospalacinés) ;

2) les rapports des Hespéromyinés avec leurs descendants sud-américains (Oryzomyini, Phyllotini, Sigmodontini, etc...) ;

3) les rapports des Hespéromyinés, descendants directs des premiers rongeurs cricétoïdes avec toutes les familles issues d'une souche cricétoïde (Nésomyidés, Rhizomyidés, Arvicolidés, Gerbillidés, Dendromuridés, Cricétomyidés et Muridés).

Nésomyidés

Ce sont probablement les descendants de Cricétidés primitifs asiatiques entrés en Afrique au Miocène. Ils ne sont représentés actuellement en Afrique que par *Mystromys* et à Madagascar par les 7 genres endémiques Nésomyinés.

Il se pose le problème de l'origine des Otomyinés dont on ignore encore s'ils dérivent des Nésomyidés ou des Muridés.

Rhizomyidés

Ces descendants de rongeurs cricétoïdes se seraient diversifiés en Asie à la fin de l'Oligocène et au début du Miocène en 2 lignées : l'une, atteignant l'Afrique est représentée par les *Tachyoryctes*, l'autre en Asie par les *Rhizomys*.

Les problèmes posés sont d'une part, la dérivation des Rhizomyidés à partir de Cricétidés primitifs, d'autre part, la diversification en une lignée africaine et une asiatique.

Gerbillidés et Arvicolidés

Les problèmes relatifs à l'évolution interne de ces deux familles, elles-mêmes issues d'un stock cricétoïde, ont été bien exposés par les spécialistes.

Il s'agit de confirmer éventuellement les schémas évolutifs qui sont proposés.

Dendromuridés

Chaque genre de cette famille, issue de rongeurs cricétoïdes, est si spécialisé qu'il serait intéressant de connaître son niveau d'évolution par rapport à celui des autres familles.

Il y aurait lieu d'examiner aussi à quel niveau se place la parenté des 2 sous-familles actuelles (Dendromurinés et Pétromyscinés).

Cricétomyidés

Les 3 genres *Cricetomys*, *Beamys* et *Saccostomus* sont les seuls représentants actuels de cette famille, vraisemblablement détachée très tôt en Afrique d'une souche de Nésomyidés (Afrocricétodontinés).

Leur niveau de rattachement à cette souche, par rapport à celui des autres familles, est encore inconnu.

Source : MNHN, Paris

Muridés

Les Muridés sont nés d'une souche cricétoïde. Ils auraient peuplé l'Afrique relativement récemment. Leur diversification est plus grande au niveau générique que, semble-t-il, dans leur berceau géographique supposé d'Asie, bien que le nombre des espèces y soit considérable.

L'explosion des Muridés peut être examinée en comparaison de ce qu'on sait du peuplement ancien de Cricétidés par les rares relictes qui existent encore sur place (*Calomyscus*, *Platacanthomys*, *Mystromys*). Il y aurait lieu également de comparer les Cricétidés d'Amérique du Nord qui ont peu évolué à leurs descendants lointains, les Muridés.

III. — PROBLÈMES DE SYSTÉMATIQUE ET DE PHYLOGÉNIE DES RONGEURS HYSTRICOGNATHES

par

C. Denys

1) Unité du groupe. Relations avec les Rongeurs hystricomorphes :

Les Rongeurs Hystricomorphes actuels forment une unité taxonomique bien définie. Ils sont caractérisés par un grand nombre de synapomorphies (Wood et Lavocat 1974) qui suggèrent que tous les membres de ce groupe descendent d'un même ancêtre.

Ils partagent en outre sept synapomorphies avec les *Ctenodactyloidea* (Rongeurs Sciurognathes connus dès l'Éocène en Asie et ne comprenant plus actuellement que les quatre genres africains suivants : *Pectinator*, *Ctenodactylus*, *Massoutiera*, *Felovia*).

Les *Ctenodactyloidea* représentent donc le groupe frère le plus vraisemblable des Rongeurs Hystricognathes.

Il reste alors à situer les *Pedetoidea* (Rongeurs Sciurognathes actuellement connus en Afrique avec le genre *Pedetes*). Ils partagent avec les *Ctenodactyloidea* et les Rongeurs Hystricognathes trois synapomorphies. Mais pour d'autres caractères, ils sont plus plésiomorphes que les Ctenodactyloidea. Ils ne sont pas très éloignés du groupe ancestral aux Rongeurs Hystricognathes.

2) Problèmes posés par les Caviomorphes et leurs relations avec les autres Rongeurs hystricognathes :

Les Rongeurs Hystricognathes sont divisés en deux grands groupes de répartition géographique distincte :

1) L'infra ordre des *Caviomorpha* Wood 1955 comprenant trois familles exclusivement sud-américaines qui sont :

— *Les Octodontoidea* (Rongeurs à longue queue dont certains vivent sur les arbres). Cette super famille comprend : les Octodontidés, les Échimyidés, les Cténomyidés, les Abrocomidés et les Capromyidés.

— *Les Chinchilloidea.*

— *Les Cavioidea* (Caviidés, Hydrochoéridés, Dasyproctidés, Dinomyidés.)

— *Les Eréthizontoidea* (Porcs épics du nouveau Monde, passés en Amérique du Nord depuis le Pléistocène). Ces derniers ont un système artériel plus primitif que les autres Caviomorphes (Bugge 1974).

Source : MNHN, Paris

Tous ces Rongeurs sont connus depuis l'Oligocène inférieur d'Amérique du Sud ; ils ont subi une radiation adaptative importante. A l'intérieur des grands groupes, il existe des formes très spécialisées et on ne connaît actuellement pas de synapomorphies permettant de prouver que les Caviomorphes constituent un groupe monophylétique.

2) L'infra ordre des *Phiomorpha* Lavocat 1967 comprend les *Thryonomyoidea* (groupe exclusivement africain, caractérisé par la rétention de la DP 4/4, avec les genres *Thryonomys* et *Petromus*) ;

Les *Bathyergoidea*, aussi africains, possédant un foramen infra orbitaire secondairement réduit et dérivant des *Thryonomyoidea* (Lavocat 1973) ;

Enfin, les *Hystricoidea*, de répartition géographique plus vaste : ce sont les Porcs-épics d'Afrique et d'Asie. Ils possèdent quatre autapomorphies : un fort développement des sinus frontaux, des dents à 5 lophes présentant des bourgeons d'émail multiples, et la présence d'épines sur le corps.

Il n'existe actuellement aucun caractère apomorphe partagé permettant de faire des *Hystricoidea* le groupe frère soit des *Thryonomyoidea*, soit des *Caviomorpha* ou d'un groupe de *Caviomorpha*. Il y a donc trois hypothèses possibles :

1) Les *Caviomorpha* sont le groupe frère de l'ensemble « *Thryonomyoidea* + *Hystricoidea* ».
2) Les *Thryonomyoidea* sont le groupe frère de l'ensemble « *Hystricoidea* + *Caviomorpha* ».
3) Les *Hystricoidea* sont le groupe frère de l'ensemble « *Thryonomyoidea* + *Caviomorpha* ».

Ni la biologie de la reproduction, ni la phylogénie moléculaire, ni la paléontologie ou la paléobiogéographie n'apportent actuellement de renseignements suffisants en faveur de l'un ou de l'autre de ces modèles.

BIBLIOGRAPHIE

Bugge, J. (1974). — The Cephalic Arteries of Hystricomorph Rodents. Symp. Zool. Soc. Lond. N° 34, pp. 61-78.

Lavocat, R. (1973). — Les Rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'École Pratique des Hautes Études. Numéro 1.

Lavocat, R. (1974). — What is an Hystricomorph ? The biology of Hystricomorph Rodents. Symposia of the Zoological Society of London. Numher 34, Academic Press, London, pp. 7-20.

Luckett, W. P. (1976). — Ontogeny of Amniote foetal membranes and their applications to phylogeny. *In* : Major patterns in Vertehrate Evolution. Ed. Hecht and Goody. Nato advances study institutes series. Serie A : Life Sciences Plenum Press, New York, pp. 439-516.

Wood, A. E. (1974). — The Evolution of the Old World and New World Hystricomorphs. *In* : The biology of Hystricomorph Rodents Symposia of the Zoological Society of London. Numher 34, Academic Press, London, pp. 21-60.

Wood, A. E. (1980). — Problems of Classification as applied to Rodentia. Paleovertehrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat, pp. 263-272.

IV. — RELATIONS PHYLÉTIQUES CHEZ LES OISEAUX

PAR

C. Erard

La Phylogénie des oiseaux demeure mal connue en dépit des efforts des systématiciens anatomistes et biochimistes et de ceux des biogéographes. En réalité l'intérêt pour les parentés entre les

Source : MNHN, Paris

diverses catégories supérieures d'oiseaux (familles et ordres) était resté faible et stationnaire depuis la fin du siècle dernier. Actuellement, avec l'apparition de nouvelles techniques (notamment biochimiques) et la mise en œuvre de nouvelles méthodes (analyses phénétiques et, surtout, cladistiques), un regain d'intérêt pour la phylogénie des oiseaux se développe parallèlement aux progrès considérables des Sciences de la Terre. Force est cependant de reconnaître les difficultés de la macrosystématique. Le faible nombre de fossiles, particulièrement au Crétacé, est bien gênant. La colonisation de l'espace aérien a entraîné de grandes dispersions et l'installation dans une extrême variété d'habitats, d'où une grande diversification dans les modalités d'adaptation mais avec, en revanche, des contraintes imposées par le vol. Beaucoup des caractères reconnus taxonomiquement signifiants lorsqu'on reste au niveau de l'analyse des catégories inférieures, tombent dès que l'on passe aux supérieures. De plus, mis à part les problèmes de pondération et d'élimination des redondances, il est souvent fort difficile, lors d'analyses phylogénétiques, de déterminer si tel caractère est ou non primitif.

Nous ne présentons donc ci-dessous qu'un résumé des résultats obtenus dans la recherche des affinités ordinales chez les oiseaux. Il ne faut pas perdre de vue qu'il ne s'agit là que de présomptions. Les propositions énoncées ne doivent aucunement être tenues pour définitives mais, au contraire, servir d'hypothèses de départ à des recherches ultérieures où évidemment, la parasitologie aurait son mot à dire.

Sphénisciformes

A la suite de Fürbringer (1888), Gadow (1893) et Pycraft (1898), il paraît bien admis actuellement que les plus proches parents des Manchots soient les Procellariiformes. Il ne s'agit toutefois que d'un consensus, non d'un fait prouvé. D'autres parentés, plus lointaines, ont été avancées : avec les Gaviiformes (Plongeons) et les Podicipédiformes (Grèbes), avec les Pélécaniformes et même avec les Aptérygiformes. Les rapprochements avec les Alcidae ne reposaient que sur des convergences

Palaeognatheiformes

La plus récente analyse phylogénétique (Cracraft 1974) regroupe dans un seul ordre les Ratites et les Tinamous. Jusqu'alors, on érigeait ces derniers en un ordre particulier, les Tinamiformes, que certains, comme Mayr et Amadon (1951), Wetmore (1960) ou Bock (1963), suivant Pycraft (1900), rapprochaient des Ratites mais que d'autres, suivant Seebohm (1888), apparentaient aux Galliformes (Berlioz 1950, Sibley et Frelin 1972, ces derniers d'après des électrophorèses des protéines du blanc d'œuf). Des divergences se manifestent également lorsqu'on ne prend en compte que les seuls Ratites que certains considèrent monophylétiques, contrairement à d'autres. Si beaucoup d'auteurs admettent que les Kiwis sont certes à part des autres (ordre Aptérygiformes ou, pour Cracraft, infra-ordre Apteryges) mais quand même étroitement apparentés, les analyses biochimiques de Sibley et Ahlquist (1972) et de Sibley et Frelin (1972) suggèrent de séparer les Kiwis des grands Ratites (réunis en Struthioniformes) et envisagent comme possible une parenté, certes éloignée, avec les Tinamous. Il paraît maintenant admis que les Casoars (*Casuarius*) et les Émeus (*Dromiceus*) sont plus proches entre eux que des Nandous (*Rhea*, *Pterocnemia*) et des Autruches (*Struthio*). Il reste cependant à préciser les relations de l'ensemble Casoars-Émeus par rapport aux autres et à déterminer si les Autruches et les Nandous sont suffisamment proches pour ne représenter que des sous-familles, comme le préconise Cracraft. Mentionnons aussi que Gysels (1970), à la suite d'électrophorèses et de réactions d'immunodiffusion des protéines du cristallin, conclut que *Rhea* est plus proche de *Casuarius*, lequel est encore plus proche des Galliformes.

Quelques études portent sur les parasites. Ainsi Harrisson (1916), d'après les Mallophages, suggère un stock ancestral commun aux Autruches et aux Nandous, peut-être aussi aux Émeus, mais il rapproche les Kiwis des Râles. Plus récemment, il apparaît que *Rhea* et *Struthio* sont parasités par des Mallophages du même genre (*Struthiolipeurus*), qui leur est propre, par deux Acariens et par le

Source : MNHN, Paris

même Cestode que l'on ne trouve pas chez les autres oiseaux (Rotschild et Clay 1952). Selon Clay (1950, 1957), les Mallophages des Tinamous ressembleraient à ceux des Gallinacés. Cependant, chez les Mallophages, des convergences morphologiques seraient à craindre, notamment chez les Ratites, en raison de l'uniformité de la structure des plumes chez ces oiseaux et, de plus, il semble admis qu'ils puissent passer d'une famille avienne à une autre au cours de leur évolution (von Keler 1957).

Gaviiformes et Podicipédiformes

De nombreux caractères anatomiques communs aux Plongeons (Gaviidae) et aux Grèbes (Podicipedidae) ont fait que pendant longtemps ils ont été réunis en un seul ordre et rapprochés des Alcidae, Spheniscidae, Heliornithidae, Pélécaniformes et Procellariiformes. Cependant, les travaux anatomiques de Stolpe (1932, 1935) qui concluaient que ces deux groupes d'oiseaux ne sont pas plus apparentés l'un à l'autre que chacun d'eux ne l'est de quelque autre groupe d'oiseaux aquatiques, eurent une grande influence sur les études systématiques ultérieures. Storer (1956) rapproche les Gaviiformes du grand complexe des Charadriiformes. Dans ses études des Grèbes (1963, 1967, 1969) il montre que ceux-ci peuvent être divisés en trois groupes : *Podiceps* + *Aechmophorus*, *Rollandia* et *Tachybaptus*, mais ne fournit pas d'indications sur leurs relations phylogénétiques. Verheyen (1959) rapproche les Grèbes des Grébifoulques (Heliornithidae) et considère que les Plongeons s'inscrivent dans les Alciformes à côté des Alcidae et des Pelecanoïdidae. Plus tard (1961), il conserve son opinion à l'égard des Plongeons mais élève au rang d'ordre les Grèbes qu'il tient pour alliés aux Ralliformes (Rallidae et Heliornithidae) et aux Jacaniformes (Jacanidae, Eurypygidae, Rhynochetidae, Mesitornithidae). Signalons toutefois que Verheyen s'appuie sur de très nombreux caractères auxquels il donne le même poids et dont il n'évite pas les redondances. Les électrophorèses pratiquées par Sibley (1960) et Sibley et Ahlquist (1972) sur les protéines du blanc d'œuf ne permettent aucune conclusion sur l'identité des plus proches parents des Grèbes mais suggèrent que ceux des Plongeons seraient des Charadriiformes, plus particulièrement Laridae et Alcidae.

Procellariiformes

Les Pétrels-plongeurs (Pelecanoïdidae), qui rappellent beaucoup les Mergules, ont souvent été rattachés à la famille de ces derniers, les Alcidae. Il est maintenant admis que cette similitude est le fait d'une convergence, non pas d'une parenté. On peut toutefois signaler que si beaucoup d'auteurs rapprochent les Procellariiformes des Sphéniscifomes, il en est d'autres qui concluent à une filiation avec les Laridae ou avec les Alcidae, sans d'ailleurs forcément admettre une parenté entre ces deux familles. Ils ont aussi été rapprochés des Gaviiformes et des Podicipédiformes, tandis que des parentés plus lointaines ont été envisagées avec les Ansériformes, les Pélécaniformes et même les Ciconiiformes.

Les Mallophages (Timmermann 1965) ont confirmé que les *Pelecanoides* étaient bien des Procellariiformes et suggéré que ces derniers seraient plus apparentés au complexe des Charadriiformes (particulièrement les Lari) ainsi qu'aux Phaethons et Fregates (Pelecaniformes). En revanche, ils n'étayent pas les rapprochements avec les Sphéniscifomes, pas plus d'ailleurs que les Cestodes (Baer 1954, 1955 et 1957) dont certaines formes sont certes communes aux Pétrels et aux Manchots, mais se retrouvent aussi chez les Baleines.

Les analyses biochimiques (Sibley et Ahlquist 1972) concluent au monophylétisme des Procellariiformes, y compris les *Pelecanoides*, mais ne permettent aucune spéculation sur les relations intra-ordinales. D'étroites parentés sont suggérées avec les Sphéniscifomes et peut-être aussi avec les Charadriiformes, les *Gavia*, *Fregata*, *Phaethon* et *Pelecanus*.

Source : MNHN, Paris

Pélécaniformes

Beaucoup de systématiciens ont séparé les Frégates (Fregatae) et les Phaëtons (Phaethontes) des Pélécaniformes. Il a été proposé que *Fregata* serait proche des Falconiformes (Garrod 1873, 1874 ; et Sharpe 1891), des Procellariiformes (Shufeldt 1888, 1894, 1902 ; Simonetta 1963) et des Charadriiformes (Verheyen 1960, 1961). De même, il a été avancé de rechercher les parentés de *Phaethon* parmi les Charadriiformes, notamment les Lari (Shufeldt, Chandler 1916, Mathews et Iredale 1921, Verheyen 1960-61) et les Ciconiiformes (Garrod 1873, 1874).

Les données biochimiques actuelles (Sibley et Ahlquist 1972) suggèrent que *Phaethon* et *Fregata* seraient les genres les plus aberrants des Pélécaniformes. Toutefois, les éléments présentés ne sont pas décisifs. Remarquons cependant que les Mallophages des Phaëtons et des Frégates sont très semblables à ceux des Procellariiformes et des Charadriiformes, notamment des Laridae (Timmermann 1965). Considérés de manière unitaire, les Pélécaniformes présentent des éléments d'affinités avec les Ciconiiformes notamment, aussi avec les Procellariiformes, les Falconiformes, les Anséri formes, les Gruiformes, les Gaviiformes et même les Sphénisciformes. De travaux ostéologiques, Pycraft (1898) infère l'uniformité des Stéganopodes et considère qu'ils représentent la souche d'où sont issus les Sphenisci, Colymbi et Tubinares d'une part, les Ciconiae, Accipitres et Anseres d'autre part. L'analyse de la structure des plumes conduit Chandler (1916) à définir trois groupes : a) *Phalacrocorax, Fregata, Sula* et *Pelecanus* qu'il rapproche des Procellariiformes et Ciconiiformes, b) *Anhinga* dont la structure des plumes est fort semblable à celle des Cathartidae, et c) *Phaethon* qu'il considère comme un Lari aberrant.

Ciconiiformes

Deux grands groupes sont unanimement reconnus : les Hérons, Ardeae et les Cigognes et Ibis, Ciconiae. Le Bec-en-sabot *Balaeniceps* et l'Ombrette *Scopus* posent toujours un problème : sont-ils des hérons, des cigognes ou constituent-ils des sous-ordres particuliers ? Seuls quelques auteurs ont fait du *Balaeniceps* un héron, les autres ont considéré qu'il s'agissait soit d'une cigogne, cas de loin le plus fréquent, soit d'un sous-ordre particulier. L'étude ostéologique effectuée par Cottam (1957) suggérait d'en faire une famille monotypique dans les Pélécaniformes, peut-être proche des Pelecanidae. L'Ombrette se voit généralement attribuer un rang subordinal mais en reconnaissant que, dans les Ciconiiformes, les Ciconiidae et *Balaeniceps* sont ses plus proches parents. Toutefois, Sibley et Ahlquist (1972), d'après les électrophorèses des protéines du blanc d'œuf, considèrent comme probable son appartenance aux Ciconiidae. En revanche, l'étude des Mallophages conduit Hopkins (1942) à proposer que *Scopus* dériverait des Charadriiformes.

Toujours au plan intraordinal, notons que les Trématodes des Ciconiidae seraient fort différents de ceux des Ardeidae et suggéreraient, pour les derniers, une parenté avec les Falconiformes (Szidat 1942). Au niveau des Ardeae, la position du Savacou *Cochlearius* a donné lieu à des discussions : certains lui ont attribué le rang de famille, d'autres le rapprochent des Bihoreaux *Nycticorax*. Les analyses biochimiques considèrent comme hautement probable cette dernière proposition à laquelle arrivent également Payne et Risley (1976) qui ont revu la systématique des Ardeidae qui n'avait pas été reconsidérée dans le détail depuis Boek (1956). Cette révision, qui s'appuie sur des analyses phénétiques et cladistiques des caractères ostéologiques, et qui tient aussi compte des données biologiques existantes, aboutit à des remaniements qui soulèveront certainement des controverses. Ainsi *Casmerodius* est rattaché au genre *Ardea*, *Hydranassa* et, surtout, *Ardeola* (= *Bubulcus*) *Ibis* sont placés dans *Egretta* tandis que *Butorides* est versé dans *Ardeola*. Quatre grands groupes sont mis en évidence : les Ardeinae (*Ardea, Egretta, Ardeola...*) ayant divergé précocement des Nycticoracinae (Nycticoracini et Cochleariini), les Tigrisomatinae et les Botaurinae, ces deux sous-familles constituant vraisemblablement des rameaux de la branche menant aux Ardeinae. On remarquera aussi que *Zebrilus* se trouve associé aux Botaurinae plutôt qu'aux Tigrisomatinae.

D'une manière générale, les Anséri formes principalement, les Pélécaniformes et aussi les Fal-

Source : MNHN, Paris

coniformes (particulièrement les Cathartidae) ont été proposés comme les plus proches parents des Ciconiiformes. Précisons que les données biochimiques actuelles étayent la parenté avec les Ansériformes, mais ni avec les Pélécaniformes ni avec les Falconiformes.

Phoenicoptériformes

La position systématique des Flamants a suscité maints débats. Ils ont été considérés par les anatomistes tantôt comme des Ciconiiformes, tantôt comme des Ansériformes et parfois même rapprochés des deux. Les études sérologiques de Mainardi (1962, 1963) ont conduit celui-ci à proposer une souche commune d'où part en premier la branche des Ansériformes, puis d'où se scindent les rameaux des Flamants et des Ciconiiformes. Les électrophorèses de protéines effectuées par Sibley et ses collaborateurs suggèrent de placer les Phoenicopteri dans les Ciconiiformes et de rapprocher ces derniers des Ansériformes.

Il est instructif de souligner que l'étude des Mallophages (travaux d'Hopkins, de Clay et de Rotschild) appuie la parenté avec les Ansériformes. Par ailleurs, Baer (1957) a trouvé que les Cestodes des Flamants correspondent à ceux des Charadriiformes, suggestion quelque peu déroutante. Toutefois du matériel supplémentaire, en particulier des squelettes complets, du *Presbyornis* (Presbyornithidae) décrit de l'Éocène par Wetmore en 1926 comme un Charadriiforme proche des Recurvirostridae, montre qu'il s'agit en réalité d'un Phoenicoptériforme qui possède une combinaison de caractères de Charadriiformes, d'Ansériformes et de Flamants actuels (Feduccia 1978). De fait, Olson et Feduccia (1980a) viennent de développer une argumentation paléontologique, anatomique et éco-éthologique qui amène à ne considérer les Flamants que comme une famille des Charadriiformes, près des Recurvirostridae.

Ansériformes

Des parentés avec les Phoenicoptériformes et les Ciconiiformes ont été soulignées, d'autres ont été avancées avec les Galliformes. Il reste toutefois à déterminer le degré de ces parentés. Olson et Feduccia (1980b) viennent de publier une étude qui tend à discréditer les propositions antérieures d'affinités avec les Galliformes. Leur conclusion est de maintenir aux Ansériformes leur statut ordinal mais de les rapprocher des Charadriiformes, desquels ils seraient issus. N'oublions pas qu'au Miocène quelques tribus et de nombreux genres d'Ansériformes actuels existaient déjà et que Howard (1964) estime qu'une dizaine d'espèces ne peuvent, au Pliocène, être distinguées des actuelles. Il n'est donc pas étonnant que les relations phylétiques intraordinales prêtent toujours à discussion. Ainsi les Kamichis (Anhimidae) constituent-ils un ordre particulier ou seulement un sous-ordre des Ansériformes. Les avis demeurent partagés. De même, les places attribuées à certains genres sont encore sujettes à controverses : ainsi *Anseranas* est tantôt considéré comme membre d'une famille ou d'une sous-famille ou d'une tribu particulière ou encore comme un Anserini ou comme un Cairinini. On pourrait également évoquer les genres *Cereopsis*, *Stictonetta*, *Tachyeres*, *Calonetta*, *Merganetta* ou *Rhodonessa* (cf. Johnsgard 1961, Peters 1976 et Brush 1976).

Falconiformes

S'il est unanimement admis que les vautours américains constituent un sous-ordre particulier (Cathartae), en revanche les avis divergent en ce qui concerne les autres rapaces : certains les regroupent en un seul sous-ordre (Falcones), tandis que d'autres séparent les Accipitres des Falcones.

Les parentés des rapaces diurnes avec les autres ordres aviens demeurent fort imprécises. Ils ont été rapprochés des Ciconiiformes par les Cathartae, des Strigiformes par les Falcones, des Gruiformes par *Sagittarius*. D'autres relations ont été supputées entre Cathartae et Pélécaniformes, Procellariiformes et même les Anhimidae, Cracidae et Tinamidae.

Source : MNHN, Paris

Galliformes

Longtemps l'Hoazin (*Opisthocomus*) a été placé dans un sous-ordre particulier des Galliformes. Cependant, certains l'ont rapproché des Touracos (Musophagidae, Cuculiformes), voire même des Pigeons ou des Râles. La biochimie montre qu'il s'agit d'un Cuculiforme et suggère de le placer avec les *Guira* et *Crotophaga* dans les Crotophaginae, Cuculidae (Sibley et Ahlquist 1973). Si les electrophorèses présentées permettent bien d'inférer l'appartenance aux Cuculiformes, il ne nous semble cependant pas devoir éliminer complètement l'affiliation avec les Musophagidae, dont seul le genre *Crinifer* a été pris en considération, et dont l'image électrophorétique est fort semblable à celle d'*Opisthocomus*.

Les Galliformes ont été rapprochés des Tinamidae, des Ansériformes, des Columbiformes, des Gruiformes (Turnicidae) et des Charadriiformes (Thinocoridae). Les relations des diverses familles et sous-familles de cet ordre entre elles sont encore loin d'être déterminées de manière satisfaisante.

Gruiformes (= Ralliformes)

L'unanimité est bien loin d'être faite quant aux parentés intraordinales et aux affinités avec les autres ordres. Les Mesitornithidae ont été considérés comme des Oscines, des Galliformes ou des Rallidae. Les Turnices ont été apparentés aux Rallidae, aux Pteroclididae et aux Galliformes. Le sous-ordre Grues (Gruidae, Aramidae, Psophiidae et Rallidae) est généralement admis. Des parentés ont été supputées avec les Ciconiiformes, les Charadriiformes, les Galliformes et, pour les Râles, avec les Tinamidae et les Apterygidae. Selon Jacob *et al.* (1979), la composition chimique des sécrétions des glandes uropygiennes des Grues et des Râles suggère des affinités avec les Charadriiformes, mais pas avec les Galliformes. Les Heliornithidae sont généralement rapprochés des Rallidae mais des affinités avec les Podicipédiformes ont été proposées. Le Kagou (Rhynochetidae) et les Caurales (Eurypygidae) ont été rapprochés des Ciconiiformes. Les Cariamas (Cariamidae) ont aussi été considérés comme apparentés aux Ciconiiformes ainsi qu'aux Falconiformes (notamment à *Sagittarius*). Les Outardes (Otididae) furent rapprochées des Ratites et des Burhinidae.

Charadriiformes

Les Jacanidae et Rostratulidae ont souvent été tenus pour étroitement apparentés, mais les premiers ont été aussi rapprochés des Rallidae, des Eurypygidae et des Rhynochetidae, les seconds des Scolopacidae. Que les Charadrioidae (= Limicolae de certains auteurs) constituent une unité paraît bien admis, toutefois certaines analyses biochimiques suggèrent que Scolopacidae et Charadriidae seraient peut-être plus éloignés qu'on ne l'accepte. Les Burhinidae ont souvent été rapprochés des Otididae. On ne sait toujours pas si les Dromadidae et Glareolidae sont réellement plus proches des Charadrii que des Lari. Des liens de parentés ont été attribués aux Thinocoridae avec les Pteroclididae, les Turnicidae et les Galliformes. Le sous-ordre des Lari ne paraît plus discuté et les Procellariformes ont souvent été proposés comme proches parents en dehors des autres Charadriiformes. Toutefois l'accord n'est pas fait quant à la position de *Rhynchops* par rapport aux Larinae et Sterninae. Il est maintenant reconnu que les Alcidae sont des Charadriiformes bien qu'ils aient été rapprochés (par convergence) des Gaviiformes, Podicipédiformes, Sphénisciformes et Procellariiformes.

La récente analyse de Strauch (1976) distingue trois lignées évolutives : les Alcidae et deux autres branches séparées. L'une d'elles se ramifie successivement avec les Jacanidae, les Thinocoridae, les Rostratulidae, les Phalaropodidae puis les Scolopacidae. La seconde se scinde d'abord vers les Laridae, Stercorariidae et Rhynchopidae, puis successivement vers les Burhinidae, les Glareolidae, les Chionididae, les Charadriidae, les Haematopodidae et les Recurvirostridae.

Source : MNHN, Paris

Columbiformes

La position systématique des Gangas (Pteroclididae) a suscité de vives controverses. S'ils ont souvent été rapprochés des Pigeons, des parentés ont également été avancées avec les Galliformes et les Charadriiformes. De fait, Maclean (1967, 1968, 1969), s'appuyant sur la biologie, le comportement et les électrophorèses des ovalbumines, suggère que les Gangas seraient des Charadriiformes, où ils s'inscriraient au rang de sous-ordre près des Charadrii. Les anatomistes Stegmann (1968, 1969) et Olson (1970) tiennent pour hautement improbable que les très nombreux caractères columbiformes des Pteroclididae ne soient dus qu'à des convergences. Les Mallophages (Timmermann 1969) n'appuient pas l'appartenance aux Charadriiformes mais n'indiquent pas non plus une proche parenté entre Gangas et Pigeons.

Les Columbidae seraient apparentés, de loin, aux Psittaciformes. Dans sa monographie, Goodwin 1967) a proposé les six groupements suivants qui mériteraient d'être vérifiés :

a) *Columba, Streptopelia, Aplopelia.*

b) *Macropygia, Reinwardtoena, Turacoena.*

c) *Turtur, Oena, Chalcophaps, Henicophaps, Phaps, Ocyphaps, Petrophassa, Leucosarcia, Geopelia.*

d) *Zenaida, Columbina, Claravis, Metriopelia, Scardafella, Uropelia, Leptotila, Geotrygon, Starnoenas.*

e) *Caloenas, Gallicolumba, Trugon, Microgoura, Otidiphaps, Goura, Didunculus.*

f) *Phapitreron, Treron, Ptilinopus, Drepanoptila, Alectroenas, Ducula, Hemiphaga, Lopholaimus, Cryptophaps, Gymnophaps.*

En outre, pour des raisons d'interprétation biogéographique (Cracraft 1973), il importe de définir les relations phylogénétiques entre les genres paléarctiques et néarctiques.

Psittaciformes

Pour beaucoup, notamment après les travaux de Gadow (1892), les plus proches parents des Perroquets sont les Cuculidae. D'autres ordres ont également été proposés : les Piciformes, les Columbiformes, les Falconiformes, les Strigiformes et les Coraciiformes. Notons cependant que l'accord paraît assez général d'attribuer les similitudes entre Perroquets et Rapaces à des convergences. Les degrés de parenté intraordinale demeurent spéculatifs. Si jusqu'ici la plupart des systématiciens ne reconnaissaient qu'une seule famille, les Psittacidae, Forshaw (1973) dans sa monographie en propose trois : Loriidae, Cacatuidae (Cacatuinae et Nymphicinae) et Psittacidae (Nestorinae, Micropsittinae, Psittacinae et Strigophinae). Plus récemment, Smith (1975) regroupe en une seule famille les Platycercinae (Platycercini, Cacatuini, Nestorini, Strigopini), Loriinae (Loriini, Psittrichasini, Psittaculini, Micropsittini, Psittaculirostrini), Arinae (Arini) et Psittacinae (Psittacini).

Cuculiformes

Le problème de l'Hoazin *Opisthocomus* a été évoqué plus haut. Les Musophagidae ont parfois été érigés en ordre particulier, parfois rapprochés des Galliformes mais le consensus actuel en fait un sous-ordre des Cuculiformes. Les Coucous (Cuculi) paraissent constituer un groupe isolé dont les plus proches parents en dehors des Musophagi paraissent être les Psittaciformes, quelques Piciformes et Coraciiformes.

Source : MNHN, Paris

Strigiformes

La parenté des rapaces nocturnes demeure mal définie. Un certain nombre d'anatomistes et de biochimistes font des Caprimulgiformes les plus proches parents des Strigiformes. Des affinités ont toutefois également été supputées avec les Falconiformes (par l'anatomie et également les Mallophages). Les Cuculiformes, Psittaciformes et quelques Coraciiformes (Coraciidae, Leptosomatidae) ont aussi été suggérés comme présentant des liens de parenté avec eux.

Caprimulgiformes

Un consensus fait des Strigiformes leurs plus proches parents. Les Apodiformes ont également été proposés ainsi que les Trogoniformes, Coraciiformes, Cuculiformes, Piciformes et même des Passériformes. Les électrophorèses d'ovalbumines confirment le consensus, mais en revanche suggèrent que les Podargidae et Aegothelidae, bien que Caprimulgiformes, constitueraient un groupe distinct des autres.

Apodiformes

La controverse au sujet de la parenté entre Martinets (Apodi) et Oiseaux-Mouches (Trochili) dure toujours. Des rapprochements ont été faits entre Martinets et Caprimulgiformes, Coliiformes et Trogoniformes. De même, les Piciformes et Passériformes ont été évoqués à propos des Trochilidae. Rien n'est bien établi.

Coliiformes

Le consensus actuel est d'attribuer un rang ordinal aux Colious. Leurs affinités demeurent indéfinies. Des parentés ont été suggérées avec les Psittaciformes, Cuculiformes, Coraciiformes, Apodiformes, Piciformes et Trogoniformes.

Trogoniformes

Là encore, le statut ordinal est accordé unanimement mais la question des proches parents des Trogons demeure posée. Toutes les réponses proposées restent dans le domaine de la spéculation.

Coraciiformes

Si les systématiciens ont essentiellement suivi les anatomistes Fürbringer (1888) et Gadow (1892, 1893), une tendance se fait jour actuellement à reconsidérer les composants de cet ordre. Ainsi les rapprochements Alcedinidae — Todidae — Momotidae — Meropidae sont généralement admis. Les Alcedinidae ont cependant été parfois placés près des Galbulidae (Piciformes). Les relations phylétiques entre les Coracii, Bucerotes et les autres Coraciiformes demeurent bien floues. Pour les relations phylétiques intrafamiliales chez les Meropidae et les Alcedinidae, nous renvoyons aux travaux de Fry (1969, 1980 a et b).

Source : MNHN, Paris

Piciformes

Ici encore, si l'accord est unanime à réunir dans le même ordre les Barbus (Capitonidae), les Toucans (Rhamphastidae) et les Pics (Picidae), les avis sont plus partagés et plus hésitants en ce qui concerne les Indicatoridae, les Galbulidae et les Bucconidae. Il se pourrait en effet que les Indicateurs soient en réalité proches des Cuculidae et que les deux autres ne soient pas des Piciformes mais étroitement apparentés aux Alcedinidae. La spéciation chez les Rhamphastidae et les Galbulidae a été étudiée par Haffer (1974).

Passériformes

S'il est possible de spéculer sur les affinités des non-passereaux entre eux, il en va autrement avec les Passereaux (cf. les révisions de Sibley 1970 et de Ames 1971, voir aussi Beacher 1953, Mayr 1955, Mayr et Greenway 1956, Amadon 1957, Delacour et Vaurie 1957). Dans cet ordre, l'unanimité n'est pas encore faite sur les limites des familles et sur leur agencement intraordinal. A l'intérieur des familles, de nombreux problèmes de relations génériques se posent encore. Il est d'ailleurs symptomatique qu'une longue série de *genera incertae sedis* existe chez les Passériformes. Nous en donnons ci-dessous la liste :

— *Malia, Myzornis, Horizorhinus, Oxylabes, Mystacornis* (Timaliinae ?)
— *Lamprocolia* (Malurinae ?)
— *Turnagra* (Pachycephalinae ?)
— *Hypocryptadius* (Zosteropidae ?)
— *Peucedramus, Xenoligea, Granatellus* (Parulidae ?)
— *Pholidornis* (Estrildidae ?)
— *Nephelornis, Xenodacnis, Oreomanes, Diglossa, Euecornis, Orchesticus, Schistochlamys, Neothraupis, Cypsnagra, Conothraupis, Lamprospiza, Cissopis, Chlorornis, Compsothraupis, Sericossypha* (Thraupinae ?)
— *Charitospiza, Coryphaspiza, Saltatricula, Gubernatrix, Coryphospingus, Rhodospingus, Paroaria* (Emberizinae ?)

Les références bibliographiques n'ont pas été imprimées pour raison d'économie. Elles sont disponibles au laboratoire de Zoologie (Vers), où elles sont enregistrées sous le numéro : Z 2607.

V. — DOCUMENTS ET PROBLÈMES CONCERNANT LA BIOGÉOGRAPHIE, LA PHYLOGENÈSE ET LA SYSTÉMATIQUE DES SAURIENS (REPTILES SQUAMATES)

par

S. Renous

Importance de l'aspect historique de la Biogéographie

La répartition géographique est un état spatial instantané dans la distribution temporelle d'une espèce ou d'un groupement animal plus important. Cette étape est évidemment conditionnée par le jeu de nombreux facteurs internes ou externes au vivant. Parmi ceux-ci, l'influence du patrimoine

Source : MNHN, Paris

génétique et l'influence régulatrice des contraintes du milieu sont les plus importants. Tous ces facteurs définissent une échelle spatio-temporelle de la Biogéographie dont une extrémité est occupée par des recherches relativement proches des investigations écologiques (dans lesquelles les paramètres espace et temps ont des dimensions relativement faibles) et dont l'autre correspond à des recherches plus historiques qui établissent une concordance entre schèmas de distribution et épisodes de la vie de la terre (et dans lesquelles les paramètres espace et temps ont de grandes dimensions). C'est précisément à cette extrémité de l'échelle que se situent nombre de problèmes concernant le groupe des Sauriens (Reptiles Squamates).

Le rattachement à l'une des trois écoles reconnues en Biogéographie (néowallacienne et traditionaliste, Croizat-Hennigienne par tentative de fusion des théories de la vicariance et de la cladistique, enfin une dernière centrée sur l'étude de l'insularité par la théorie de l'équilibre dynamique de Mac Arthur et Wilson) n'est pas aisé tant il existe de variantes et voire même de divergences conduisant à des niveaux de recherche différents. Les deux meilleurs exemples en sont certainement la position de Cracraft qui propose d'étudier la distribution géographique par la recherche de groupes-frères et celle de Rosen qui préconise l'utilisation du principe de vicariance pour la même étude. En fait, toutes ces positions concourent à la vérification d'hypothèses phylogénétiques préalablement établies. La méthode établie par Hennig et ses successeurs offrant ces hypothèses, sous forme de cladogrammes, apporte sans aucun doute plus de rigueur qu'aucune autre.

La fin d'une telle « aventure scientifique », dans le domaine de l'interprétation des répartitions géographiques actuelles, correspond inévitablement à la confrontation d'hypothèses phylogénétiques bâties avec la rigueur des principes hennigiens à la thèse de la dérive continentale. Un tel « contrôle » permet de voir si la ou les hypothèses cladistiques apportent des preuves à l'existence de la dérive et si l'histoire de la séparation des blocs continentaux apporte des arguments en faveur de la ou les hypothèses cladistiques proposées.

En raison d'une progression dans l'application de la méthode, nous distinguons en fait une succession de problèmes qui pourraient être confrontés à des données parasitologiques dans le même ordre, en raison d'une certaine spécificité hôte-parasite — à moins que l'histoire parasitologique du groupe n'ait suivi des chemins totalement différents de ceux des hôtes.

La succession sera la suivante :

1 Problèmes soulevés par la répartition géographique actuelle
2 Problèmes soulevés par l'hypothèse cladistique proposée
3 Problèmes soulevés par l'hypothèse synthétique résultant de la confrontation des données cladistiques à celles de la dérive continentale

Problèmes posés par les différents groupes de Sauriens

I. *Les Sauriens dans leur ensemble en tant que Reptiles Squamates et Lépidosauriens*

Rhynchocéphales et Squamates représentent deux branches divergentes de Reptiles lépidosauriens qui sont très probablement dérivés des Ésouchiens au cours de la période triasique. Aussi est-il difficile d'admettre que les squelettes de cet âge aient déjà appartenu à de véritables Lacertiliens. Il est cependant vraisemblable de penser que de ce stock ancestral se sont tout de même détachés les vrais lézards, sans pour autant pouvoir leur attribuer un ancêtre précis et sans pour autant cerner parfaitement les caractères « lézards ». Les vrais lézards sont connus depuis le Jurassique supérieur. Ils sont très diversifiés et peuvent être intégrés dans les Infra-Ordres que nous distinguons aujourd'hui, mais dans des familles distinctes des actuelles. Les Paléontologues estiment que c'est entre le Trias supérieur et le Jurassique moyen que se sont individualisés ces véritables lézards à partir d'au moins un de ces rameaux divergents (et encore inconnus) du Trias plus ancien. Il y a donc un énorme hiatus dans les connaissances entre le Trias et le Jurassique, puis un autre encore entre le Jurassique et le Crétacé avancé, époque où toutes les formes se classent déjà sans difficulté dans les familles actuelles.

Source : MNHN, Paris

II. — *Le groupe des Iguaniens*

A. — *Problèmes biogéographiques.*

— Les Iguanidés, qui ont une répartition discontinue, peuplent une grande partie du nouveau monde et deux autres régions très éloignées : Madagascar et l'archipel des îles Fiji et Tonga.
— Les Agamidés sont à peu près partout ailleurs, les aires des Iguanidés et celles des Agamidés ne se recouvrant pas. Les données paléontologiques ont fait apparaître que s'ils se maintiennent en Eurasie, à la différence des Iguanidés, ils semblent avoir occupé une vaste aire de répartition dans le monde, comprenant l'Amérique du Nord. Les Paléontologues estiment aussi qu'ils auraient reculé devant l'arrivée des Iguanidés, comme ces derniers pourraient l'avoir fait devant l'avancée des Agamidés en Afrique. Ce principe suppose donc une installation plus précoce des Agamidés en Amérique et des Iguanidés en Afrique.
— Enfin, les Caméléonidés, que les Paléontologues interprètent comme un groupe très spécialisé dérivé des Agamidés, occupent Madagascar et débordent l'Afrique vers l'extrémité sud de l'Europe et vers l'Inde.

B. — *Hypothèse cladistique.*

Elle est basée sur des caractères morphologiques soulignant, ou plutôt « enregistrant » certaines répartitions géographiques originales des groupes, et met l'accent sur :

— une hétérogénéité des Iguanidés américains avec d'une part, la totalité des Iguaninés (que les auteurs considèrent comme éléments de la faune nord-américaine) et une partie des Scéloporinés et des Tropidurinés et d'autre part, l'autre partie de ces deux dernières sous-familles ainsi que la totalité des Anolinés et des Basiliscinés (que les auteurs admettent comme éléments de la faune sud-américaine) ;
— les Iguanidés « nord-américains » constituent un groupe paraphylétique ;
— trois ensembles d'Iguanidés apparaissent ainsi : deux américains et un malgache ;
— une originalité malgache existe dans la famille des Iguanidés ;
— *Brachylophus*, le seul genre occupant les îles Fiji et Tonga montre les mêmes caractéristiques que les formes dites « nord-américaines » ;
— les Caméléonidés entretiennent une parenté plus étroite avec les Iguanidés malgaches qu'avec les Agamidés et ne s'y enracineraient pas comme on le prétend souvent ;
— les Agamidés établiraient les plus proches rapports de parenté avec le groupe des Iguanidés dits « sud-américains ».

C. — *Confrontation aux données paléogéographiques.*

— La répartition actuelle des Iguanidés résulterait de deux histoires séparées, l'une euro-nord-américaine et l'autre gondwanienne.
— Les Caméléonidés ne seraient pas apparus à Madagascar comme les Iguanidés malgaches sembleraient l'avoir fait, mais en Afrique et auraient envahi secondairement le territoire malgache comme les Agamidés l'ont peut-être fait de l'Afrique en provenance de l'Inde.
— Les Iguanidés américains, nés sur le Gondwana, ont pu rapidement migré vers le Nord et vers l'Amérique du Sud et n'ont peut-être jamais occupé l'Afrique.

III. — *Le groupe des Gekkotiens*

A. — *Problèmes posés par les répartitions géographiques.*

— Les Geckonidés peuplent tous les continents et de nombreuses îles dont Madagascar (Uroplatinés). Ils sont abondants dans les régions indiennes et australiennes et en Amérique du Sud (Sphaerodactylinés).

Source : MNHN, Paris

— Les Xantusiidés occupent l'Amérique intertropicale.
— Les Pygopodidés se rencontrent en Australie et en Nouvelle-Guinée.

B. — *Hypothèse cladistique.*

Elle a fait apparaître une très grande homogénéité à l'exception des Eublépharinés.

C. — *Confrontation des données.*

Leur origine eurasiatique ne fait pas de doute et provient, semble-t-il, de la frange Nord de la vaste population lacertilienne d'origine.

IV. — *Groupe des Scincomorphes*

A. — *Problèmes soulevés par les répartitions actuelles.*

— Les Scincidés montrent une vaste répartition qui va de l'Amérique à l'Afrique, l'Eurasie, l'Indonésie et l'Australie. Mais en Amérique du Sud, il y a peu de genres, et l'Amérique du Nord en est dépourvue.
— Les Gerrhosauridés et les Cordylidés couvrent l'Afrique australe et Madagascar.
— Les Lacertidés, s'ils peuplent également l'Afrique, débordent largement ce continent vers l'Eurasie, mais n'occupent pas Madagascar.
— Les Téiidés sont américains et occupent la zone intertropicale.

B. — *Hypothèse cladistique.*

— Très grande homogénéité des Scincidés d'une part, des Téiidés d'autre part, groupes supportant des caractères distincts.
— Les Cordyloïdes sont très hétérogènes quoique les Gerrhosauridés malgaches aient une certaine unité.
— Les Lacertidés sont également hétérogènes.

C. — *Confrontation des données.*

— La répartition actuelle des Scincidés résulterait plutôt d'une origine nord-américaine-groenlandaise, et pénétration secondaire en Eurasie.
— Celle des Cordylidés supposerait deux histoires différentes : une gondwanienne, avec centre d'origine « indien » comme les Agamidés, et une européenne.
— Celle des Lacertidés représente aussi la rencontre de deux histoires : européenne d'une part, asiatique d'autre part avec envahissement plus récent de l'Afrique.
— L'évolution des Téiidés est strictement gondwanienne. La confrontation des données nous fait situer leur origine en Afrique comme les Caméléonidés, puis passage en Amérique du Sud avec l'arrivée des Lacertidés sur ce continent.

V. — *Groupe des Anguimorphes*

A. — *Répartition géographique.*

— Les Anguidés ont une vaste répartition.
— Les Xénosauridés, qui se seraient — selon les Paléontologues — toujours cantonnés au continent nord-américain, vivent dans la partie méridionale de ce continent.

Source : MNHN, Paris

— Les Hélodermatidés, qui auraient occupé, d'après les données paléontologiques, non seulement l'Amérique mais aussi l'Europe, sont confinés au Sud des U.S.A. et à l'Ouest du Mexique.
— Les Varanidés peuplent l'Afrique, le Sud de l'Asie, l'Indonésie et l'Australie, tandis que les Lanthanotidés sont cantonnés à Bornéo.

B. — *Hypothèse cladistique.*

Elle fait apparaître une séparation nette des lignées Varanidés-Lanthanotidés et Hélodermatidés au sein des Varanoïdes.

C. — *Confrontation des données.*

— Le vaste groupe des Anguidés pourrait avoir deux origines Amérique du Nord et européenne.
— De même, l'histoire des Xénosauridés se serait déroulée en Amérique du Nord.
— Cette confrontation apporte de nouveaux arguments à la coupure profonde du groupe des Varanoïdes en Hélodermatidés à l'histoire gondwanienne et en Varanidés à histoire plutôt asiatique.

Synthèse et classement des problèmes posés par les Sauriens (dans l'optique d'une relation hôte-parasite)

I. — *Introduction des parasites dans les lignées*

A quel moment de l'évolution de ces lignées les différentes catégories de parasites ont-elles été introduites ? (spécificité hôte-parasite étroite ou souple ?).

Est-ce à un niveau très ancien, lorsque celles-ci étaient encore fort mal individualisées ?

Les associations de caractères sur lesquelles reposent les hypothèses cladistiques étaient probablement portées par des pré-Iguaniens, pré-Gekkotiens, pré-Scincomorphes et pré-Anguimorphes et c'est probablement au cours de l'individualisation (plus ou moins favorisée par les isolements géographiques) que s'est faite la séparation de ces associations. Chaque bloc continental inclus dans le vaste continent d'origine, qui n'est pas encore fragmenté au Trias, ayant néanmoins la potentialité d'abriter des groupes, qui, par l'originalité de leurs caractères, donneront naissance à telle ou telle famille. Les grandes scissions géographiques ne viendraient qu'isoler définitivement des particularités locales à l'échelle du vaste continent d'origine.

Est-ce à un niveau plus récent, au cours des migrations ou sur les zones atteintes ?

Ceci pourrait être le cas de zones géographiques telles que : Madagascar, l'Australie, l'Amérique du Sud...

ex. : originalité malgache à deux niveaux

ancien : à travers les Iguanidés malgaches
plus récent : à travers les Uroplatinés, les Ig. malgaches, les Gerrhosauridés et les Caméléonidés notamment

II. — *Hypothèse d'une communauté entre parasites de familles Hôtes dont on suppose, par confrontation de données cladistiques et biogéographiques, un même centre d'origine*

— Caméléonidés et Téiidés
— Scincidés américains, Xénosauridés, Iguanidés nord-américains (Iguanidés + partie Tropidurinés et Scéloporinés)
— Hélodermatidés, Iguanidés sud-américains (Anolinés, Basiliscinés + autre partie Tropidurinés et Scéloporinés) et partie Anguidés
— partie Lacertidés et autre partie des Anguidés

Source : MNHN, Paris

— autre partie des Lacertidés et Varanidés
— Agamidés + partie Cordylidés

III. — *Vérification de l'existence de faune liée à de vastes continents d'origine*

faune gondwanienne :

+ Hélodermatidés + Agamidés + lg. « Sud-américains » + Caméléonidés + Téiidés.

faune nord :

Iguanidés « nord-américains » + Xénosauridés + Scincidés + Anguidés + Lacertidés + Varanidés.

IV. — *Limites de genres couvrant des aires géographiques disjointes*

C'est le cas de *Scelotes* parmi les Scincidés qui couvre l'Afrique et Madagascar. Sur chacun de ces territoires, les Espèces peuvent être rangées dans deux vastes séries morphologiques établies à partir du degré de réduction des membres (ce genre de Saurien étant très marqué par la tendance serpentiforme) et montrent l'existence de groupes géographiques originaux qui paraissent être caractérisés par des taux d'évolution différents.

V. — *Problème de formes géographiquement isolées*

Brachylophus des îles Fiji et Tonga qui semble avoir les mêmes caractéristiques que le groupe des Iguanidés considérés comme nord-américains.

Les Espèces de *Tropidurus* des îles Galapagos.

VI. — *Parenté des formes apodes et place systématique*

Il s'agit souvent de familles à répartition géographique limitée notamment à celle des *Anelytropsidés* que l'on classe parmi les Scincomorphes, celle des *Pygopodidés*, considérée comme Gekkotienne et celle des *Anniellidés*, placée dans les Anguimorphes anguioïdes.

Celle des *Dibamidés*, qui conquiert de plus en plus l'intérêt des Zoologistes, illustre bien toute la difficulté de l'étude des Squamates serpentiformes par la présence de caractères permettant de la situer au voisinage de groupes systématiques de Sauriens parfois éloignés comme les Scincomorphes et les Gekkotiens. Certains traits, par contre, les rapprochent des Serpents et notamment des formes souterraines comme les Typhlopidés.

VI. — QUELQUES EXEMPLES DE TESTS POUR ÉVALUER LA RÉCIPROCITÉ DES DONNÉES DE LA PARASITOLOGIE ET DE ZOOLOGIE HISTORIQUE DES VERTÉBRÉS

PAR

J. P. Gasc

Les données fournies par la Parasitologie sur les problèmes posés par les relations phylogénétiques et la répartition actuelle des Vertébrés sont fondamentalement réciproques, puisqu'elles résultent de relations privilégiées entre deux êtres, le parasite et l'hôte. La première question qu'on peut se poser est donc celle des limites de la spécificité parasitaire, en particulier selon les classes de Vertébrés. Par exemple : Sont-elles plus larges chez les poïkilothermes que chez les homéothermes ? Connaît-on le niveau taxonique où apparaît une spécificité ?

Source : MNHN, Paris

C'est à partir des réponses à ces questions qu'il est possible d'ajuster les problèmes à un niveau de fiabilité optimum.

Ceux-ci sont de plusieurs ordres et permettent des recoupements.

1. Parenté phylogénétique

1.1 Homogénéité ou hétérogénéité dans les rapports entre les hôtes d'un même taxon et un parasite

1.2 Homogénéité ou hétérogénéité de la relation hôte-parasite dans des taxa supposés posséder un ancêtre commun

1.3 Vicariance parasitaire ou non dans des représentants d'un même taxon, séparés géographiquement depuis longtemps

Exemples de questions :

1.1 chaque famille de Sauriens a-t-elle son cortège spécifique de parasites ?

1.2 spectre parasitaire comparé des Téiides et Cordylidés, par rapport à Lacertidés et Cordylidés.

1.3 spectre parasitaire des Boïnés américains par rapport aux Boïnés malgaches. Des Typhlopidés, pantropicaux

2. Influences de la participation à un même biot

2.1 Relations Vertébré Prédateur-invertébré proie et cycle parasitaire

2.2 Compétition dans un même biotope

2.2.1 entre des hôtes d'un même taxon

2.2.2 entre des hôtes de taxa différents

Exemples de questions :

2.1 Tatou (prédateur) oligochètes (proie)

2.2.1 deux Lézards Téiidés, *Ameiva* et *Kentropyx* fréquentent les zones ensoleillées (chablis) de la forêt tropicale sud-américaine. Y a-t-il « convergence » parasitaire ?

2.2.2 deux familles principales de lézards se sont diversifiées dans la forêt tropicale sud-américaine : les Iguanidés et les Téiidés. Spectre parasitaire comparé des Squamates souterrains d'une même région (Amphisbénides, Typhlopidés, Aniliidés en Amérique du Sud). Y a-t-il dans ces cas « parallélisme » parasitaire ?

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MULTIPLE INFECTIONS OF PARASITES

BY

P. C. C. GARNHAM

As physicians, we tend to think anthropocentrically in regard to parasitic infections of man, and if we live in temperate countries, where parasitic conditions are much less prevalent than in the tropics, we usually assume that a single species of parasite is responsible for the disease — malaria, hookworm, trichinellosis, relapsing fever, etc.

But when we move further south and come into contact with more primitive conditions, the patients are often found to be parasitised with multiple infections — two or three species of *Plasmodium*, *Entamoeba histolytica*, *Taenia saginata*, *Schistosoma mansoni* and various commensals. The neat picture presented by one parasite in Europe or North America is now much blurred, one species influencing another and altering the pathology in the host.

As zoologists, we shy away from the human angle, and realize that in animals, multiple infections are the rule and not the exception even in temperate climates, but naturally they are more pronounced in the warmer parts of the globe. You have only to examine a few sparrows, for instance, to find perhaps three haematozoa in the blood, several coccidia and helminths in the intestinal tract, and others in the tissues. If we cast the net still wider, and include bacteria, viruses, spirochaetes, etc. as parasites, as you do in France, the spectrum becomes even more complex, and the disentanglement of the separate threads may be a great problem.

This is a subject, about which we all are aware, but few like to tackle. When my late, lamented colleague, Ronald Heisch returned from the tropics to join me in London I suggested to him that here was an interesting research project, but the scientific mind is much more drawn to the solution of a single life cycle, the characters of a new species, or even such applied aspects as the epizootiology of the infection, and I failed to persuade him.

Yet the subject is clearly open to scientific investigation, starting with a clean animal, and adding a single parasite and then giving secondary infections ; the effects are observed and the various changes noted. One looks for two principal effects — behavioural and morphological — but there is a third character that is probably of immense practical importance — the immunological aspect. The immunity mechanism may become so exhausted by the response to one parasite that the host is unable to cope with the ravages of another. Young African children become heavily infected with malaria parasites, their weapons of defence are put out of action and the child dies from pneumococcal infections — at least this is the commonly held assumption.

In many of the experiments that we carry out, the existence of mixed infections may not be recognised, because specific parasite-free animals, are rarely used or still less, totally parasite-free ones. The excuse for the failure to employ such precautions is either financial (such animals are very expensive) or that the conditions of the experiment are far from natural (where multiple infections are the rule).

In this paper I want to discuss a few specific parasitic associations which I have come across, in order to indicate some of the more puzzling situations.

Source : MNHN, Paris

1. *P. falciparum* and *P. vivax* (plus *Treponema pallidum*)
2. *P. inui* and *Babesia microti*.
3. Rodent malaria and *Eperythrozoon*.
4. Mixed infections of malaria parasites in man.
5. Mixed infections of malaria parasites in birds.
6. Multiple infections of parasites in geckos.
7. The malign intrusion of viruses.

1. *The influence of* P. falciparum *on the course of* P. vivax *and other parasites.* These malaria parasites were used for many years in the treatment of general paralysis of the insane. This disease is caused by a third parasite — *Treponema pallidum* ; the effect of its presence has been ignored in research on malaria parasites subsequently introduced. (Incidentally, the *Plasmodium* has a damaging effect on the spirochaete, and has held to be responsible for the rarity of tertiary syphilis in Africa, where malaria is universal).

But of extraordinary interest is the effect of *P. falciparum* on *P. vivax* when the sporozoites of both species are introduced simultaneously, as was done by Shute (1946) in the Malaria Therapy Unit of Horton Hospital. Fever breaks out 10 days later, but only *P. falciparum* appears in the blood ; several months later however *P. vivax* suddenly invades the blood and bening tertian fever follows. If however the *P. vivax* sporozoites are given 3 or 4 days before the *P. falciparum*, parasites of both species appear together in the blood stream. The explanation of the inhibition still eludes us.

P. falciparum is apparently capable of suppressing *P. malariae* in nature as was shown by a W.H.O. team (Molineaux *et al.* 1980) in Northern Nigeria, where both species are prevalent but there is a 30 week time lag between the onset of parasitaemia due to the quartan parasite and the initial overwhelming bout of *P. falciparum*. These workers ascribe it, partially at least, to the operation of heterologous immunity, but the explanation is invalidated, because, in experimental studies, the inoculation of the blood forms (of the suppressed species) is immediately followed by parasitaemia.

2. *Mixed infections of* Babesia microti *and* Plasmodium inui *and other piroplasm : malaria combinations.* On a recent visit to the Chamblee Laboratory (Communicable Diseases Center, Atlanta), Dr. William Chin, kindly showed me (and has allowed me to mention today) certain experiments which apparently demonstrate a similar form of behavioural change as the above, but in different orders of parasites. A rhesus monkey was bitten by ticks infected with *B. microti*, but no parasites appeared in the blood and 18 months later, the same monkey was infected with *P. inui* by blood inoculation. The malaria parasite multiplied normally, and the blood was inoculated into three Saimiri monkeys which developed heavy *P. inui* infections. At last, and two years after the original infective tick bite (in another monkey), the babesial infection became patent, fulminated and killed the 3 Saimiris, at the same time exterminating the malaria.

This rather complex series of events, in which immunity may have played a part, is best viewed against the simpler experimental work of Cox (1970, 1972, and 1975) and others using *Plasmodium berghei* (and other species), *Babesia microti* (and *B. rodhaini*) and *Anthemosoma garnhami*. The piroplasms and the malaria parasites were unable to co-exist because there is a high degree of reciprocal immunity ; the dactylosome however confers less protection especially on *P. berghei* and *P. yoelii*. Cox points out that the interaction between these intraerythrocytic parasites may influence their incidence in the wild.

3. *Rodent malaria and* Eperythrozoon. Most workers on rodent malaria have been incommoded at times, because of the presence of this rickettsia like organism in their experimental animals. The condition becomes exacerbated after splenectomy and various investigators (e.g. Peters 1965) have drawn attention to the fallacies which may arise in chemotherapeutic studies by failure to recognise the inhibitory influence of *E. coccoides* on the growth of the parasite. Cox (1970) discusses various factors which might influence this process by *Eperythrozoon* or *Haemobartonella muris* ; the obvious mode of action would appear to be that the coating of the erythrocyte by *Eperythrozoon* suffices to seal its surface from invasion by the malaria parasite.

4. *Mixed infections of malaria parasites in man.* Infections with two or three of the human

Source : MNHN, Paris

species of *Plasmodium* are quite common in holoendemic areas of malaria in tropical Africa and even rarely all four species have been identified with some cerainty in a single thin blood film — the fourth parasite being *P. ovale*. This species was at one time thought to be a cross between *P. vivax* and *P. malariae*, as it shares some of the characters of both. However, *P. ovale* possesses three features which serve to distinguish it from *P. vivax* — distinctive pigment pattern in the oocyst, characteristic exoerythrocytic cycle and infectivity to the negro (to whom *P. vivax* is insusceptible). As far as I know, no attempts have been made to hybridise *P. vivax* and *P. malariae* in mosquitoes. I have never observed in Africa any morphological changes induced by the presence of multiple parasites and the curious behavioural effects referred to above are not easily detected in nature.

Similarly, the presence of other parasites such as relapsing fever spirochaetes, trypanosomes, microfilaria in the blood of patients with malaria has been unaccompanied by any obvious changes in the parasites. The only exception may be the apparent absence of human babesiosis in the malarious tropics, where the universal malaria may protect the inhabitants against the tick-transmitted infection. Incidentally, the differential diagnosis between *Babesia* spp. and *P. falciparum* may be quite difficult.

5. *Multiple infections in birds.* I have already drawn attention to the frequency with which multiple infections occur in wild birds. Seasonal transmission tends to keep the parasites apart, even for short intervals, while genera which are transmitted by ectoparasitic vectors, such as *Haemoproteus* and hippoboscid flies are likely to be non-seasonal, at least in the tropics.

Numerous surveys of Haematozoa in wild birds have been made and the International Reference Centre at the University of Newfoundland has prepared detailed check-lists of *Haemoproteus*, *Plasmodium*, microfilaria, *Trypanosoma*, haemogregarines (including *Atoxoplasma*) and *Leucocytozoon*. These genera are listed in order of relative prevalence, with a total of 3,743 infections in 35,555 Neotropical birds (White *et al.* 1978). Multiple infections were frequent. There was no relationship between the prevalence of parasites and avian phylogeny, nor correlation between the phylogeny of the genera of parasites in the various orders of birds.

Of greater interest to this Symposium are the results of investigations of greater depth, and I should like to refer particularly to the work of Gabaldon and Ulloa (1980) who for several years have been studying avian malaria in limited areas in the llanos of Venezuela. They found a concentration of nestling birds of the order Ciconiiformes with a 100 % infection rate of various species of *Plasmodium*. A single mosquito vector — *Aedomyia squamipennis* was concerned in transmission. The parasites were identified to subgeneric level, and at least six to species. Double and triple infections were common in high density, so that a large number of gametocytes of several species might circulate at the same time in the blood and be taken up by the mosquito. In this situation, hybridisation was considered to be possible and could account for the minor morphological differences which often made identification impossible. Such crosses have been confirmed in rodent malaria parasites of closely related species, and in conditions of holoendemicity in nature may account for much speciation, provided that a degree of isolation exists.

Multiple infections may even extend to two species being present in a single host cell. Recently Young *et al.* (1979) described three species of parasites — *Haemoproteus meleagridis*, *Leucocytozoon smithi*, and *Plasmodium hermani* — in sentinel turkey poults suspended in cages high up in the swamp Cypress (*Taxodium distichum*) trees. During the peak of parasitaemia, a *Leucocytozoon* gametocyte and a trophozoite of *Plasmodium* were sometimes present in one host cell.

6. *Multiple infections of parasites in geckoes.* During a visit to Rioux's territory in the South of France in August 1978, I was able to participate in the interesting work of the Equipe franco-britanique on leishmaniasis and particularly on the parasites of *Tarentola mauritanica* around Banyuls. This tiny lizard harbours in its blood 5 different organisms — several if not all may be present in the same specimen. *Leishmania tarentola* was actually seen in the amastigote form in the blood and promastigotes were cultured from the heart blood of 20 % of the geckoes (Rioux *et al.* 1978). *Haemocystitium tarentola* gametocytes were present in small or large numbers in many specimens; we tried unsuccessfully to get the males to exflagellate (even with the aid of the special head factor of

Source : MNHN, Paris

Carter & Nighout) and equally unsuccessfully to infect *Sergentomyia minuta* or *Culicoides nubeculosus* (kindly supplied by Mme. Landau from Paris) by feeding through a membrane on positive geckoes. Trypanosomes were found in two geckoes, one in division. Sporozoites of *Schellackia* were seen in several specimens ; mites were collected from these lizards, fixed and sections examined, but no development was found. Of more interest was the frequent presence of *Pirhemocyton* in many erythrocytes, and as this virus-like organism (as confirmed later by electron microscopy) has been shown to have a deleterious effect on intracellular parasites, it is remarkable that they should co-exist in this locality.

7. *Virus infections.* Apart from *Pirhemocyton*, there are many instances, of other viruses accompanying blood and intestinal protozoa in vertebrates (and in the host). Most of my experience has been with mosquitoes infected experimentally with various species of *Plasmodium* and infected accidentally with the dreaded cytoplasmic polyhedrosis virus. A quick look at the midgut reveals the presence of yellowish or brown amorphous masses. This virus has a profound effect on sporogony of the *Plasmodium* (Bird *et al.* 1972) and many experiments were ruined.

In the last few years, a " new " disease of man has been described (Bird & Smith — 1980 — and Bird pers. comm.) in which the causative organism is the coccidian, *Cryptosporidium*, but its pathological effect is exerted only when an adenovirus is present and usually in children with immunodeficiency. The *Cryptosporidium* then fulminates on the epithelium of the colon and rectum, and an intractable, usually fatal diarrhoea is the outcome.

Polyparasitism is extremely common in nature and I have chosen my examples chiefly from malaria parasites, viruses and rickettsia. The different parasites may have to compete with each other for food and the less fit suffer from starvation. On the contrary there may be exacerbation of one parasite by the other.

REFERENCES

Bird, R. G., Draper, C. C. & Ellis, D. S. (1972). — A cytopolyhedrosis virus in midgut cells of *A. stephensi* and the sporogonic stages of *P. berghei yoelii*. *Bull. Wld. Hlth. Org. 46*, 337-339.

Bird, R. G. & Smith, M. D. (1980). — Cryptosporidiosis in man : Parasite life cycle and fine structural pathology. *J. Path. 132*, 217-233.

Chin, W. (1980). — Personal communication.

Coatney, J. R., Collins, W. E., Warren, M. & Contacos, P. G. (1971). — *The Primate Malarias*. Bethesda, Maryland, U.S. Dept. Health Education & Welfare.

Cox, F. E. G. (1975). — Factors affecting infections of mammals with intraerythrocytic protozoa. Symposium 29, Symbiosis, pp. 429-452. Cambridge University Press.

Gabaldon, A. & Ulloa, G. (1980). — Holoendemicity of malaria : an avian model. *Trans. Roy. Soc. Trop. med. Hyg. 74*, 501-507.

Galliard, H., Lapierre, J. & Rousset, J. J. (1958). — Specific behaviour of different species of Borrelia in the course of a mixed infection with *Trypanosoma brucei*. *Ann. Parasit. humaine comp. 33*, 177-208.

Garnham, P. C. C. (1966). — *Malaria Parasites and other Haemosporidia*, Oxford, Blackwell.

Garnham, P. C. C. (1971). — *Progress in Parasitology*, London, Athlone Press.

Garnham, P. C. C. (1973). — Distribution of malaria parasites in primates, insectivores and bats. *Symp. zool. Soc. Lond. 33*, 377-404.

Garnham, P. C. C. (1980). — Human babesiosis : European aspects. *Trans. Roy. Soc. Trop. med. Hyg. 74*, 153-156.

Molineaux, L., Storey, J., Cohen, J. E., Thomas, A. (1980). — A longitudinal study of human malaria in the West African Savannah. *Am. J. Trop. med. Hyg. 29*, 725-737.

Source : MNHN, Paris

Rioux, J. A., Killick-Kendrick, R. & Garnham, P. C. C. (1978). — *Leishmania tarantolae* and other blood parasites of geckoes at Banyuls in the south of France. *Trans. Roy. Soc. Trop. med. Hyg. 72*, 000-000.

Shute, P. G. (1946). — Latency and long-term relapses in benign tertian malaria. *Trans. Roy. Soc. Trop. med. Hyg. 110*, 189-200.

Telford, S. R. (1981). — Interpopulation variation of *Plasmodium sasai*. *Internat. J. Parasit.* In Press.

Walliker, D. (1971). — Genetic recombination in malaria parasites. *Natare. 232*, 561-562.

White, E. M., Greiner, E. C., Bennett, G. F. & Herman, C. M. (1978). — Distribution of the Haematozoa of Neotropical birds. *Riv. Biol. trop. 26*, 43-102.

Young, M. D., Greiner, E. C. & Forrester, D. J. (1979). — Unusual mixed haemosporidan infections in turkey blood cells. *J. Parasit. 65*, 978-979.

NOTES AND QUESTIONS

BY

P. C. C. Garnham

A meeting on parasitic specificity hat at least two sides : Host and Parasite ; frequently it is 3-sided : Vertebrate Host, Obligatory Invertebrate Vector and Parasite; while sometimes it is 4-sided, as added to the last combination, may be an Animal Reservoir.

Specificity applies to all these elements. We have innumerable examples of their importance. European strain of *Plasmodium falciparum* is specifically adapted to European species of *Anopheles* : it will not develop in African *A. gambiae* ; and *mutatis mutandis*, African strain of *P. falciparum* will not develop in European *A. atroparvus*.

But my own paper does not deal with this question of strain, deme, subspecies and species, but raises another vexed issue : multiple i.e. mixed infections. I think it would be true to state that *all* vertebrates including man have mixed infections including the flora of the intestinal tract. This applies to animals in temperate zones, but the plethora of species is augmented in the tropics.

The question is what influence does one parasite have on the others ; and how does the combination affect the host — vertebrate or invertebrate ?

To these questions is added another : when two closely allied organisms are present, can hybrisation occur ? If it occurs its site is probably the midgut of the vector when fertilisation takes place *vide* Walliker's experiments, Gabaldon's in the field. Or, a more remote possibility, will the presence of one organism increase the chances of mutation in another ?

My field is more or less limited to arthropod-transmitted haematozoa and very much directed to the malaria — or malaria-like parasites and arthropod vectors. May I first briefly mention the tick or mite — transmitted infections, because these differ from the rest in one fundamental character — the invertebrate host is the real host i.e. the reservoir — it is not just a vector of the infection (as is the case with all the rest), but offers a permanent home to the parasite, e.g. spirochetes in argasid ticks, piroplasms in hard ticks, rickettsiae in mites. Even when classical cycles occur in the tick, like *Hepatozoon* in *Rhipicephalus*, the parasite lingers in the tick sometimes long after the dog has shaken it off. Moreover, the tick in some cases is usually specific, while many species of vertebrate animal may be susceptible. One other point before I leave ticks and their parasites : the ubiquity of both, at least in mammals. This suggests ancient lineage.

Although not relating directly to my own paper, the texts of M. Fain and of M. Hofstetter have stimulated me to pose certain questions on problems which have long puzzled me. These may already have been discussed by Dr. Baker and Mme. Landau, but perhaps, my approach is slightly different from theirs.

Source : MNHN, Paris

The questions relate to the baematozoa and are in 2 categories :

1. Distribution of parasites according to Order, Family or Species of vertebrate host.

2. Zoogeography i.e. distribution of parasite, vertebrate hosts, arthropod vector, reservoir host.

1. Distribution of parasites is very uneven — trypanosomes and piroplasms are widespread throughout the vertebrates (mammals, birds, reptiles, amphibia and fish), while the haemogregarines come a good third.

But the Haemosporidia show remarkable preferences. Let us look at the mammalian families in which they are *absent* : in the lemuroids except in the true lemurs ; in all ungulates, except a few special forms (chevrotains, water buffalo, deer, duikers) ; in marine vertebrates ; in all carnivores ; in many rodents, except for certain squirrels, murids and *Anomalurus* and *Atherurus* ; in edentates ; in most insectivores except the elephant-shrews (2 genera) ; in marsupials and other Australasian mammals. Haemosporidia are essentially parasites of primates, and less of certain genera of bats, rodents and other arboreal small mammals.

The insect hosts of the Haemosporidia are Diptera — notably mosquitoes and ceratopogonids, in which groups of certain species are particularly concerned e.g. the *leucosphyrus* group of *Anopheles* in simian malaria parasites.

I will not discuss the avian and saurian Haemosporidia except to point out that nearly all families of birds are extensively parasitised. The International Avian Malaria Centre (Gordon Bennett) in Newfoundland is deeply occupied in the systematics of this subject. The reptile parasites are interesting in that the distribution in the various groups is strikingly different — as follows :

Lizards +++ in all families of Haemosporidia.
Chelonian (fresh water turtles only) ++ in one group only (*Simondia*).
Snakes. Very rare.
Crocodilia. Absent.

The subject of saurian malaria is being extensively studied by Telford in North, Central and South America, in Pakistan, S.E. Asia and Japan and Africa. He has recently shown (1981) that a single species (*Plasmodium sasai*) has the widest distribution in three species of *Takydromus* from Japan to Thailand, where the malaria is associated with at least 3 other parasites. He suggests that the presence of this complex in a single genus of lacertiliids represents concomitant evolution from ancestral stock.

2. My second category relates to problems of zoogeography. The geographical distribution is equally uneven — trypanosomes, piroplasms and haemogregarines are again widespread in all continents, the Haemosporidia show remarkable features ; and again I will concentrate on the forms present in mammals, as the parasites of birds and reptiles are very different. For instance, *Plasmodium* (*Haemamoeba*) *relictum*, *Plasmodium* (*Carinamoeba*) *minasense*, *Haemoproteus columbae*, *Simondia metchnikovi* have a cosmopolitan distribution. The lists indicate the place of origin and hosts of the mammalian species.

There are 5 points in the lists to which I wish to draw particular attention, and ask for suggestions :

1. Excluding peripatetic Man and his malaria parasites there is an almost complete absence of all 3 subgenera of *Plasmodium* in the New World mammals. *P. brasilianum* is common in the New World monkeys, but this species seems to be identical with the human *P. malariae* which was probably imported and infected mosquitoes and monkeys in turn. The rare *P. simium* may represent a similar introduction of the human *P. vivax*.

2. Why are the haemoproteid parasites so rare in America ? *Hepatocystis* is entirely absent and the common parasite of bats is only known from the Amazon and California (in both places in the Old World genus *Myotis*).

Source : MNHN, Paris

3. Why is *Plasmodium* absent from all the African monkeys except for small foci in mangabeys and mandrilil on the West Coast ? Yet the human species are common in the chimpanzees and gorillas, and the Asian monkeys of all kinds are heavily parasitised.

4. Why are the haemoproteid parasites entirely absent from man and the Great Apes ?

5. Why is *Plasmodium* absent from wild rodents except in West and Central Africa ? And why are the Haemosporidia in general so poorly represented in the other mammals except for a few groups — essentially the primates — less in the squirrels and bats. Why are carnivores and marsupials entirely free ?

I stress this patchy distribution in mammals. It is commonly thought that the Haemosporidia stemmed from the Coccidia of the intestine of the remote ancestor. It is curious, however, that the Coccidia are the reverse of patchy today — occurring in nearly all mammals. Why did so few manage to escape from the gut into the blood ? Perhaps a suitable insect vector was not available.

There are 2 possible factors in these problems : 1, continental drift — measured in tens of millions of years and 2, ice ages (with complete interruption of insect transmission) measured in only tens of thousands of years. Their mechanics and relative importance is conjectural.

DISCUSSION

Sprent. — In view of the possibility of antagonism between *Plasmodium* and *Babesia*, is there any possibility that the absence of *Plasmodium* in certain mammalian groups is related to the presence of *Babesia* ?

Garnham. — We cannot be sure. Experimental results have often indicated a refractility to infection.

Landau. — *Thamnomys* est parasité spontanément par les deux genres.

Léger. — Cela dépend-il de la température ?

Czaplinski. — What is the mechanism of the prophylactic effect of the two *Plasmodium* species, *P. vivax* and *P. falciparum* on *Treponema pallidum* ? Many years ago *Plasmodium* was used for control of syphilis, but was it only because of high temperature ?

Garnham. — The mechanism is still not clear.

Kim. — Looking at the distribution of *Plasmodium* in anthropoids, we may ask how and when *Plasmodium* invaded the arthropods or even the mammals ?

Garnham. — The great Apes of Africa have similar species and might have a common origin.

Lavocat. — On peut distinguer 2 groupes de Rongeurs parasités par les *Plasmodium* :

1) Un groupe qui n'est pas arrivé en Afrique avant la fin du Miocène.

2) Les Anomalures, qui sont probablement en Afrique depuis l'Eocène.

Chabaud. — D'accord avec M. Lavocat : il y a 2 sortes de Rongeurs parasités.

1) Les hôtes « véritables » Athérures et Anomalures qui sont anciens.

2) Les hôtes modernes *Thamnomys* et *Grammomys*, donc pratiquement 1 seul genre parmi les dizaines de Muridés africains. C'est une capture ponctuelle et récente provenant du fait qu'ils sont arboricoles.

Ainsi que l'a déjà écrit Irène Landau, les Vertébrés très « anciens » (Insectivores — Marsupiaux) et les Vertébrés très « modernes » (Muridae, Arvicolidae, Bovidae) sont presque tous indemnes. Le spectre d'hôtes des Plasmodium de Mammifères semble correspondre aux animaux qui ont des ancêtres, semblables aux représentants actuels, apparus aux environs de l'éocène.

En outre, les entomologistes paraissent d'accord pour admettre que le genre *Anopheles* est postérieur aux Culicinae, et a pu également apparaître à cette époque.

Pour les Plasmodium de Mammifères, comme pour les Nématodes, ce serait donc avant tout la période géologique qui détermine le spectre d'hôtes et non les affinités zoologiques réciproques de ceux-ci.

Source : MNHN, Paris

Hoffstetter. — Il est curieux que, de tous les Lemuriformes, seule une espèce de *Lemur* soit attaquée par un Plasmodium.

L'enquête a-t-elle été faite sur les autres Lémuriens de Madagascar, les *Daubentonia*, les Pottos et les Galagos d'Afrique, les Loris asiatiques ? Si cette enquête a eu lieu et qu'elle est négative, y a-t-il une explication ?

Brygoo. — De nombreuses recherches ont été faites sur les Lémuriens malgaches, en particulier sur le Microcèbe et le Cheirogale ; elles sont négatives. Ces animaux sont, en tout cas, peu infestés.

Source : MNHN, Paris

PHYLOGENETIC HOST SPECIFICITY OF CESTODES

BY

M. D. B. Burt and L. Jarecka *

By concentrating on host specificity both in the intermediate host and the definitive host of cestodes, we wish to demonstrate that this host specificity is a phylogenetic one associated both with the development of the life cycle and with further evolution of cestodes. Although parallel evolution of the vertebrate, definitive host and the cestode parasites is well recognized, this is far less so with respect to the intermediate hosts. The anatomy of cestodes, adapted for life in the vertebrate gut ; their complicated ontogeny involving alternation of intermediate and definitive hosts correlated with alternation of sites within these hosts (parenteral in the intermediate host ; enteric in the definitive host) ; and the method of infection by ingestion, all indicate that cestodes evolved as parasites very early in metazoan evolution. Moreover, if we consider the fact that more primitive cestodes (monozootic eucestodes) have intermediate hosts which are the more primitive coelomates (annelids), we can surmise that they are the most primitive endoparasitic platyhelminths and what we now consider as primitive intermediate hosts were, in the past, the only hosts. The confusion with respect to host specificity of cestodes in the intermediate host arises because the first and second intermediate host (where present) are considered together and, moreover, there is no distinction between aquatic and terrestrial hosts. To demonstrate cestode specificity in the intermediate host, it is essential to consider separately the first intermediate host from any other intermediate host and further to consider aquatic hosts separately from terrestrial hosts. Whether cestodes evolved first as parasites of the coelome of invertebrates or as parasites of the vertebrate gut, it is nevertheless clear that the external environment was aquatic and that it was in water that the initial two-host life cycle became established. Although it may not be clear whether the original environment was salt water or fresh water, there is sufficient evidence to show that the terrestrial forms evolved from fresh water forms.

In our opinion, the most primitive contemporary cestodes are the monozootic eucestodes (having one set of reproductive organs) represented by the fresh-water caryophylleids. This view is based on their larval morphology (both the coracidium and procercoid) and the evolutionary position of their intermediate and definitive hosts. It is easy to imagine that they started their parasitic way of life in the coelome of a primitive coelomate following ingestion of the juvenile stage of the ancestral cestode. Such juveniles found the coelome to be a favourable habitat in which they could establish as true endoparasites and this resulted in a one-host life cycle. The importance of this coelomic or tissue stage is manifest in that it has been retained in the ontogeny of all known cestodes. When cold-blooded vertebrates swallowed parasitized annelids, they functioned initially in egg-dispersal but, as the gut was a suitable habitat for maturation of immature forms, it is conceiveable that these vertebrates evolved as true, definitive hosts. For this to happen would depend on the development of heterochronism (time displacement with respect to development) providing accelerated development of the holdfast with retarded development of reproductive organs in the intermediate host such as is clearly evident in the Caryophylleidae. Such a view regards *Archigetes* not as a derived neotenic form

* Polish Academy of Sciences, Warszawa, Poland

Source : MNHN, Paris

but as a relict of a tapeworm with a one-host, invertebrate life-cycle. Further support for this view of cestode evolution comes from observations that larval cestodes (the cercoid stage) show a greater need for aerobic respiration, as their free-living ancestor might have done, than do the adult worms (Moczon, 1974, 1978). Since the gut of vertebrates was suitable for the production of eggs, it could also have been favourable for sexual reproduction resulting in the polyzootic condition. These polyzootic cestodes, pseudophyllideans and proteocephalans maturing in fresh-water, cold-blooded vertebrates, all show strong host specificity to their intermediate host which is, in each case, a primitive pelagic arthropod (copepod). These intermediate hosts are considered to be the next step in evolution from the annelids which emphasizes the parallel evolution of the cestode parasites with their intermediate host.

In her studies on ontogeny of fresh-water and terrestrial cestodes, Jarecka (1975) claims that evolution of cestodes from a fresh-water to a terrestrial environment was coupled with the evolution of their definitive vertebrate hosts. This evolution of the cestodes was due to changes of the previously established two-host life cycle and is reflected in : 1) the interpolation of a cold-blooded vertebrate (fish), in some life cycles, as a paratenic host initially, followed by its development as a second intermediate host ; 2) The second change, in other cestodes, represents the replacement of the primitive aquatic invertebrate host (copepod) by a new terrestrial host. This replacement must have been due to changes in ontogeny (preadaptation) which were focussed : (a) on the protection of the 1st stage larva (onchosphere) through adaptation of the embryonic envelopes and (b) on development of various protective structures in the 2nd stage larva (cercoid) which derive from the cercomer and which protect the protoscolex. These adaptations provide protection against mastication and passage into the intermediate host or the definitive host. There are also adaptive changes in the development of the oncosphere in which the embryonic envelopes can prevent dessication in a terrestrial environment or facilitate transmission to the intermediate host by development of structures which either mimic food items or position the oncosphere, making it more accessible.

Jarecka (1975) showed that on the basis of embryonic development, cestodes could be classed as oviparous (e.g. monozootic eucestodes and pseudophyllideans) or viviparous (proteocephalans and cyclophyllideans). In the evolutionnary changes described above, the first type is reflected by all the oviparous as well as some viviparous forms, whereas the second change is exhibited exclusively by viviparous forms which leads to the establishment of terrestrial, two-host life-cycles. This viviparity gave cestodes an explosive evolutionary opportunity through the ability to utilise different terrestrial intermediate hosts thereby leading to the establishment of specialised and large groups of cyclophyllideans.

Baer (1957) claims that the phylogenetic relationship of cestodes parasitic in reptiles, birds and mammals can he elucidated by examining not only their life cycles but, in particular, the morphology of their larval forms. We concur with Baer's view and have payed particular attention to life cycles and larval morphology of oncospheres and cercoid stages which are correlated with the systematic position of the intermediate and definitive host. If we condiser, simultaneously, evolutionary levels of definitive and intermediate hosts, along with larval morphology, it is clear that viviparous cestodes evolved in many different directions including establishment as adults in warm-blooded vertebrates. One direction shows the utilization mostly of arthropod intermediate hosts. Thus, in littoral or ephemeral bodies of water, more crustaceans became involved as intermediate hosts in the life cycles of those cestodes, such as the hymenolepids, which show enormous speciation in aquatic birds. This leads to strict host specificity in the intermediate host. The highly variable environmental factors present in littoral and ephemeral bodies of water accelerate the process of speciation through adaptation, making these habitats highly significant in the evolutionary line discussed above.

The second stage larvae of all the hymenolepidids in both birds and mammals are of the cysticercoid type in which tbe so-called " external cyst " is derived from the cercomer (Jarecka *et al.*, 1981). In the more primitive types, the scolex develops prior to being withdrawn (protocephalic or external development) and the cercomer shows development of the anterior portion as the eventual " external cyst " while the posterior portion persists as the tail. This appears to hold true for all the tailed cysticercoids examined to date. Among other variations of cysticercoid development can be found those

Source : MNHN, Paris

tail-less forms, such as in certain hymenolepids of mammals with insects as intermediate hosts, where there is epicephalic or internal development of the scolex within the whole (or almost all) of the cercomer leaving no tail (or a very short tail). In the more advanced forms, on the other hand, there is accelerated development in which the scolex develops within the anterior portion of the cercomer (epicephalic or internal development) while the posterior portion of the cercomer forms yet a further enveloping structure which, in addition, surrounds the anterior portion within which is the developing scolex. Thus, there is a double external cyst which is typical of *Haploparaxis*. It is important to recognize here that some of the complicated *Haploparaxis* cysticercoids develop in annelids. This however, is clearly a secondary adaptation for viviparous cestodes and one that has evolved much later than the primitive oviparous monozoic species with annelids as their intermediate hosts. In the anoplocephalids, where there is also a cysticercoid larva, the close affinity of all known species to oribatid mites as intermediate hosts shows a specificity that also suggests evolutionary significance. Davaineids and dilepidids appear to be less specific to any group of intermediate hosts in that they utilize intermediate hosts from a number of different phyla. Thus, larval stages are found in annelids, arthropods, and molluscs. Dilepidids, however, in contrast to the hymenolepidids and anoplocephalids have a different type of second stage larva described by Jarecka (1970) as a cercoscolex. The development of this cercoscolex differs from that of the cysticercoid in that the scolex may he either invaginated or withdrawn into the neck region but the cercomer is never transformed into the cysticercoid type of " external cyst " and persists as a tail. In the more primitive dilepidids, the cercomer remains as a short appendage (similar to that of the proteocephalan larva) whereas in the more advanced dilepidids, the cercomer can he found wrapped around the larva. This can take the form of an apparent outer layer which we have shown elsewhere, for *Anomotaenia* and *Paricterotaenia*, is nothing more than a greatly extended cercomer which is wound around the protoscolex (Jarecka *et al.*, 1981). Gabrion and Gabrion (1976) have also demonstrated this. The characteristic tegument of the cercomer, with its persistent microvilli, is readily identifiable using electron microscopy and can be clearly differentiated from the microtricbal tegument that is always associated with the protoscolex even within the larval stage (Jarecka *et al.*, 1981). Taeniids we presume to be more highly evolved as both the definitive and the intermediate hosts are mammals. The more complex cysticercus type of larva which is so different to the procercoid, cysticercoid or cercoscolex type could well be the result of an evolutionary jump to a warm-blooded mammalian intermediate host. The ontogeny of the taeniids, with their complicated larvae in the mammalian intermediate host, shows a tendendy towards acceleration of both asexual and sexual reproduction in the cercoid stage. This acceleration gives rise to such specialised forms as the hydatid cyst of *Echinococcus* and the strobilocercus of *Taenia taeniaeformis*. The recent work of Sharpilo and Korniushin (1978) shows a most interesting double acceleration of development : the adult stage develops to full maturity within the body cavity of the second intermediate host with further development of fully-formed cercoid stages in the proglottids of the adult worm. Of special importance in the evolution of terrestrial cestodes are those common to both reptiles and mammals. Further investigation of life cycles and the larval stages of *Oochoristica* may well provide a better understanding of the evolutionary jump to a mammalian intermediate host.

In the above discussion, we have considered problems of host-specificity in fresh-water and terrestrial cestodes. It is important, however, to consider the relationship between fresh-water and salt-water tapeworms. The only cestodes common to both habitats are pseudophyllideans which, in both environments, parasitise hony fishes and mammals, and which have similar, oviparous types of life cycles. Pseudophyllideans are not found in cartilaginous fishes which have their own endemic cestodes, the tetrarhynchideans and tetraphyllideans. Unfortunately, we have hut little data on the embryonic and post embryonic development of cestodes in these groups. For the tetrarhynchideans, Euzet (1957) stated that those which have a plerocercoid in fish have a free-swimming coracidium whereas those which have a plerocercoid in crustaceans, do not. This suggests the possibility of both oviparous and viviparous forms in the tetrarhynchideans (or the possibility of mistaken identity). In one of our pilot studies with *Grillotia*, a tetrarhynchidean cestode, we have observed that it is oviparous with a free-swimming coracidium and with a procercoid which develops in a harpacticoid copepod intermediate host. Such a condition resembles that in the pseudophyllideans. On the other hand,

Source : MNHN, Paris

results of other pilot studies on two tetraphyllidean cestodes of skates show clearly that they are viviparous cestodes which resemble the fresh water proteocephalans. The second stage larva, which develops experimentally also in harpacticoid copepods, is clearly the cercoid larva with a distinct cercomer on which the embryonic hooks were still present. The scolex of these larvae consists only of the myzorhynchus, without the typical hothridia and suckers so characteristic of the adult stage, which is invaginated into the larval body in much the same way as is the apical sucker of the proteocephalan larvae. We feel that this tetraphyllidean larva is of considerable phylogenetic significance since it is, perhaps, the most primitive cercoid larva of the viviparous cestodes showing no trace of any acetabula. It is significant that harpacticoid copepods are more primitive. Of special interest in the possible relationship between pseudophyllideans and oviparous tetrarhynchideans are the haplohothriids from the fresh water fish *Amia calva*. In elucidating the life cycle of a *Haplobothrium* sp., we have observed that these tapeworms are ovoviviparous and develop a procercoid in the copepod, 1st intermediate host and a plerocercoid, with the characteristic four tentacles, in the fish, 2nd intermediate host. In the gut of *Amia*, the definitive host, pseudoscolices are produced, following fragmentation of the strobila, which closely resemble the hothrial scolex of many pseudophyllideans. It is of even further interest to note that *Amia calva* is also host to a viviparous proteocephalan cestode. Thus, tapeworms of this host might be very important in understanding the relationship between fresh-water oviparous forms and fresh water viviparous forms as well as the relationships of these with their saltwater counterparts.

In conclusion, we would like to summarize our suggested working hypothesis in the following way : 1. Parasitic flatworms have evolved from free-living ancestors ; 2. In the cestodes, we believe that the early parasitic forms may have evolved in association with the coelome of annelids or other primitive coelomates ; 3. The establishment of an initial two-host life cycle depended on ingestion of parasitised annelids by a cold-blooded, aquatic vertebrate ; 4. Sexual reproduction developed in the vertebrate and those pre-adapted structures necessary for life in the vertebrate (adhesive organs) developed in the intermediate host. This we consider to be due to heterochronism during ontogeny which results in both acceleration and retardation of development ; 5. During further evolution of these early aquatic cestodes with a two-host life cycle, three-host life cycles became established. However, in each case, there is a stricter host specificity to the first intermediate host (copepods) than to any of the other (vertebrates) ; 6. The evolution of some early viviparous cestodes, which retained their primitive first intermediate host, tends to show less specificity with the establishment of other hosts and, in this respect, resemble the oviparous cestodes ; 7. The explosive evolution of viviparous forms runs parallel to the evolution of both their definitive and their intermediate hosts ; 8. The evolution of such viviparous cestodes has led to the establishment of more-or-less strict specificity to both the 1st intermediate and definitive host in the terrestrial environment ; 9. The intermediate hosts utilized by the cercoid larval stage and the morphology of the cercoid stage itself, are of phylogenetic significance to our understanding of cestode evolution. Further examination of intermediate host specificity may indicate the relative evolutionary ages of different groups of cestodes.

REFERENCES

Baer, J. G., 1957. — Répartition et endémicité des cestodes chez les Reptiles, Oiseaux et Mammifères. Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. Neuchâtel 15-19 avril, 1957 : 270-291.

Euzet, L., 1957. — Discussion of paper by Dollfus. Que savons-nous sur la spécificité des cestodes tetrarhynques ? *In* : Premier Symposium sur la spécificité des parasitaires parasites de Vertébrés. Neuchâtel 15-18 avril, 1957 : 258.

Gabrion, C., and Gabrion, J., 1976. — Étude ultrastructurale de la larve de *Anomotaenia constricta* (Cestoda : Cyclophyllidea). *Z. Parasitenkunde* 49 : 161-177.

Source : MNHN, Paris

Jarecka, L., 1970. — Life cycle of *Valipora campylancristrota* (Wedl, 1855) Baer and bona 1958-1960 (Cestoda : Dilepididae) and the description of cercoscolex — a new type of cestode larva. *Bull. Acad. pol. Sci.* 11. Ser. Sci. biol., 18 : 99-102.

Jarecka, L., 1975. — Ontogeny and evolution of cestodes. *Acta Parasitologica Polonica 23* (4) : 93-114.

Jarecka, L., Michajlow, W., and Burt, M. D. B., 1981. — Comparative ultrastructure of cestode larvae and Janicki's cercomer theory. *Acta Parasitologica Polonica* (in press).

Moczon, T., 1974. — Oxidoreductase histochemistry in larval stages of pseudophyllidean cestodes. II. Procercoid. *Acta Parasitologica Polonica*, Vol. XXII (2) : 9-14.

Moczon, T., 1978. — Histochemical studies on the enzymes of *Hymenolepis diminuta* (Rud., 1819) (Cestoda). VIII. Induction of the synthesis of cytochrome oxidase in oncospheres after invading *Tribolium castaneum* beetle. *Acta Parasitologica Polonica*, Vol. XXV (17) : 163-168.

Sharpilo, V. P., and Korniushin, V. V., 1978. — The spontaneous development of cysticercoids of *Oochoristica* sp. (Cestoda : Linstowiidae) in the maternal strobila and the anomalous localization of parasites in the definitive host. (in Russian). *Parazitologia*, XII (1) : 58-61.

DISCUSSION

Llewellyn. — Burt and Jarecka have based their analysis of host-specificity on a phylogenetic scheme for cestodes that claims that the ancestral stock was a free-living adult with a larva parasitic in the coelom of an invertebrate, a view that had been argued in detail by Freeman (1973).

As Freeman repeatedly emphasized a key feature of the scheme is the universal occurrence in all modern cestodes of an oncosphere which penetrates the gut of the first host and gains entry to a parenteric site. The theory, however, lacks any explanation for the origin of the oncosphere, a structure armed with six hooks at the pole opposite to that which eventually gives rise to the scolex. These hooks presumably are thought to be a remarkable example of convergence with the hooks of the posterior region of monogenean larvae.

An alternative theory, based on a proposal by Bychowsky (1957) and developed by Llewellyn (1965) regards cestodes as having been derived from ancestral endoparasitic monogeneans living (as do some modern monogeneans) in the gut of vertebrates and which lost their own gut (as in *Gyrocotyle*) ; the hooked monogenean larva, the oncomiracidium, would have lost its gut and become an oncosphere. The survival value of using the larval hooks to penetrate to the coelom of microphagous invertebrates (themselves prey to vertebrate predators) is explained in terms of promoting better chances of gaining admission to the habitat of the adult parasite, the gut of the vertebrate host.

Consequent upon the assumed differences in origin, there are differences in the assessment of degrees of host specificity. Burt and Jarecka postulate specificity to an invertebrate, originally an annelid, but later becoming, commonly, a copepod, with wider specificity to the later-acquired vertebrate hosts. On the other hand, Llewellyn submitted that there was narrow specificity to the primary vertebrate host of the adult parasite (inherited from narrowly specific monogenean ancestors) with versatility with respect to associations with subsequently-acquired intermediate hosts. However, relatively long periods of ontogenetic development in these intermediate hosts could promote increased specificity, and correspondingly reduced periods of development in definitive hosts would tend to widen the specificity to these hosts. Recognition of the primary specificity to vertebrates permits an explanation of the radiation of modern tapeworms from a basic protocaryophyllidean stock.

The caryophyllideans themselves have retained operculate quinone-tanned egg-shells from which emerge oncospheres, not ciliated coracidia (Mackiewicz, 1972). Thus it seems that these modern monozoic cestodes must have been an offshoot from a more direct line from monogeneans to protodiphyllobothrideans which retained tanning and ciliated larvae and acquired strobilization and a second intermediate host. This protodiphyllobothridean stock gave rise to (a) a tetraphyllidean/trypanorhynchidean line in elasmobranchs, (b) a diphyllobothridean line (which has become more specific to second intermediate hosts and less so to definitive hosts) in birds and mammals, and (c) a proteocephalidean-cyclophyllidean line in teleosts and tetrapods. Thus, in all but the diphyllobothrideans, narrow specificity has been maintained towards the definitive hosts, but versatility towards the intermediate

Source : MNHN, Paris

hosts, though ecological factors have promoted the frequent use of restricted groups, e.g. copepods which include cestode eggs in their diets being themselves eaten by vertebrates. When the vertebrate hosts invaded the land the cestode larvae were thus able to exploit the available terrestrial hosts. Subsequently, with prolonged association, there has been some narrowing of specificity to the terrestrial intermediate hosts accompanied by the loss of second intermediate hosts. At the same time the cestode eggs became resistant to desiccation, and later there was further complication of the egg coverings in association with promoting hatching in the intermediate host.

EUZET. — Les résultats que M. Gabrion a obtenus à Montpellier dans l'étude des stades larvaires des Cestodes Hymenolepididae et Dilepididae, correspondent dans l'ensemble aux idées que vient de présenter M. Burt, avec quelques différences cependant.

En étudiant des stades plus précoces de l'ontogenèse, M. Gabrion a montré que chez ces Cyclophyllidea, le tégument définitif avait une double origine. La région postérieure recouverte de microvillosités, provient de la calotte qui surmonte la pointe des crochets de l'oncosphère. Tout le reste du tégument provient, lors de la formation de la membrane oconsphérale, d'une délamination au sein du syncytium tégumentaire primitif de l'oncosphère.

Il semble que la région postérieure (calotte) soit seule à l'origine du tégument du cercomère, l'autre région recouvrant la larve s. st. Si cette double origine s'avère être un phénomène général chez les Cestodes, le cercomère ne représentera alors qu'un organe larvaire transitoire, ce qui amènera à repenser la théorie de la « cereomerie », théorie qui est à l'origine de rapprochements phylétiques chez les Plathelminthes.

Source : MNHN, Paris

FACTORS INFLUENCING THE BIOLOGY AND MORPHOLOGY OF PARASITES

BY

B. Czapliński

The aim of the present paper is to discuss some problems connected with methods of investigations on the specificity of parasites based mainly on Hymenolepididae parasitizing birds and carried out in the Department of General Biology and Parasitology of the Medical Academy in Warsaw.

Occurence of parasites under natural conditions is the origin of long lists of final or intermediate hosts of many tapeworms. What can we learn from such lists ? Numerous monographs and manuals quote them without mentioning what is the real meaning of a given host, especially the final host of the parasite constituting its natural environment. In other words, is it a proper, usual, sporadic, accidental or abortive host-parasite system ? We do not even know very often what is the intensity and extensiveness of the infestation in a particular biotope, important for investigations on specificity. Such data may show that hymenolepidids in aquatic birds have host-ranges less extensive even than an order. The great number of species of Hymenolepididae of Anseriformes are characteristic for swans, geese, ducks and for other smaller taxonomic groups. E.g. the seven species out of the eleven found in Cygnus olor are common tapeworms of swans only under natural conditions in Poland, although there is a full ecological possibility of infestation of other Anseriformes living in the same biotope (Czapliński, 1975).

The mean intensity of infestation is connected with the age of the swans. Four species are more frequent and numerous in younger swans while e.g. *Gastrotaenia paracygni*, occurs in older swans. Some species of parasites are specialized even to the species of the host e.g. *Monosaccanthes streperae* has been found till now exclusively and *Hamatolepis teresoides* almost exclusively in *Anas strepera*. On the other hand, some species e.g. *Sobolevicanthus gracilis* are less particular in their choice of the final host and can parasitize birds belonging to another order, thus being exceptions to the rule of Fuhrmann. It has been found in natural infestation of *Gallus gallus domesticus* and under another specific name, in *Columba livia domestica*, representatives of two different orders of hosts. Do these two host species form a specific or abortive host — parasite system ? Without experimental verification of the entire life cycle of *S. gracilis* in these hosts, no answer to this question is possible. Misiura 1972 confirmed experimentally that hen and pigeon may serve as proper or final specific hosts of *S. gracilis* (Fig. 1). It is proposed that a host can only be regarded as specific for a particular species of parasite if its life cycle can be completed in it tbus assuring full development of successive generations. Extensiveness and intensity of infestation under natural conditions are important but not fully satisfying data for the determination of a specific host — parasite system.

Fig. 1 shows the different adaptability of *S. gracilis* in final hosts. A similar problem has been studied by Olszewska with *Diorchis stefańskii* (unpubl.) — Fig. 2. She obtained oncospheres not only from a known typical host — *Anas platyrhynchos* but from the turkey, too. However the oncospberes from turkey were unable to complete development in the intermediate host. It is not sure whether the negative result of experimental infestation of the host may be estimated as an unspecific system. The worker can meet many surprises : the oncospheres used for the contact with the intermediate host can be morphologically well developped, but they may have no infective activity. The oviposition depends not only on the host species but on its strain, too, as it has been shown by Jaroń (Fig. 3).

Source : MNHN, Paris

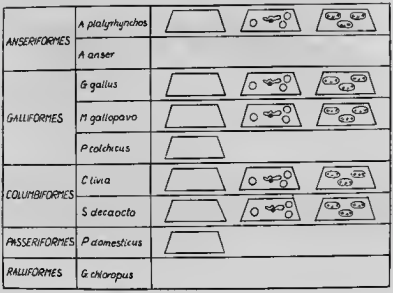


Fig. 1. — Adaptability of *Sobolevicanthus gracilis* in final hosts (After Mizura 1972, modified).

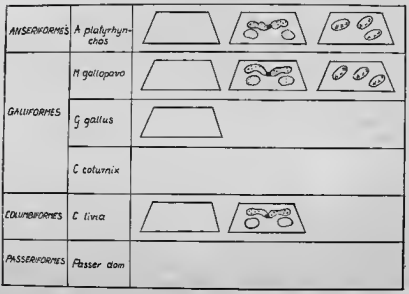


Fig. 2. — Adaptability of *Diorchis stefańskii* in final hosts (After Olszewska unpubl.).

Source : MNHN, Paris

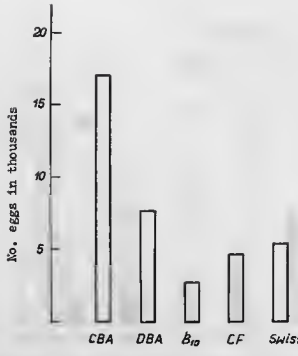


FIG. 3. — Average egg-output of *Hymenolepis nana* in five different strains of white mice (After Jaroń unpubl.).

The infective activity determined by the per cent of oncospheres able to penetrate the intestinal wall into the body cavity of the intermediate host is different and depends on its species as has been stated by many authors including Grytner-Zięcina (Fig. 4). The same author demonstrated the influence of the final host species on the infective activity of *Sobolevicanthus gracilis* oncospheres in *Heterocypris incongruens*. It was significantly higher when oncospheres were from hen beginning from the third passage (about 50 %) than from the typical host, the duck (about 23 %). This suprising phenomenon was well only in *H. incongruens*, not in an other good intermediate host, *Cypridopsis vidua* (Fig. 5). I would like to emphasize the decrease of infective activity of oncospheres taken both from hen and duck from the IVth passage and tested in *H. incongruens*. This interesting phenomenon may be probably explained by artificial selection of genotypes adapted to development in a given final host species. The stability of the infective activity value takes place in the third and fourth passage through the same final and intermediate host species. The change of the final host species is expressed by change of the infective activity and even by change of the dimensions of eggs (Misiura 1973). *C. vidua* is a good example, demonstrating the role of the age of the intermediate host on the infective activity, which is significantly higher in immature females than in mature ones (Fig. 6). Grytner-Zięcina (unpublished) also remarked that infective activity of *S. gracilis* oncospheres is much higher in females than in males of *Notodromas monacha* (Fig. 7). Of course, it is necessary to remember that the infective activity of the oncospheres depends on their age and conditions in which they are kept. E.g. the infectivity of oncospheres of *S. gracilis* kept at 16-18°C declines rapidly and is entirely lost within 63 days after removal from the gravid proglottid. The age of the cysticercoids of *Diorchis stefańskii* influencing the prepatent priod is one of the possible biological criteria of specificity (Olszewska unpubl.). The author found the first infective to the final host cysticercoids on the fourth day after invagination of the scolex. Their development into adult tapeworms with oncospheres lasts 27-30 days while in cysticercoids 14 days old and older ones the prepatent period is stabilized at the level of 14-16 days.

Our knowledge about the biology and morphology of Hymenolepididae without saying about the variability of their biological and morphological features is very scarce. It is not necessary to

Source : MNHN, Paris

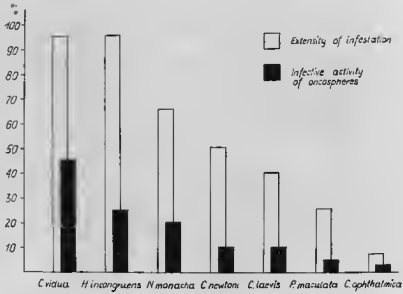


Fig. 4. — Infective activity of *S. gracilis* oncospheres in Ostracoda (After Grytner-Zięcina unpubl.).

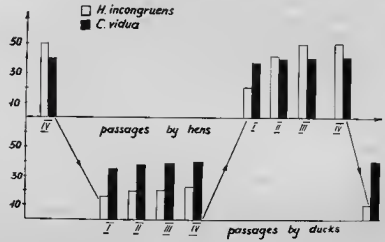


Fig. 5. — Comparison of *S. gracilis* oncospheres infective activity in *Heterocypris incongruens* and *Cypridopsis vidua*. Oncospheres were obtained in sequent passage through hens and ducks (After Grytner-Zięcina unpubl.).

Source : MNHN, Paris

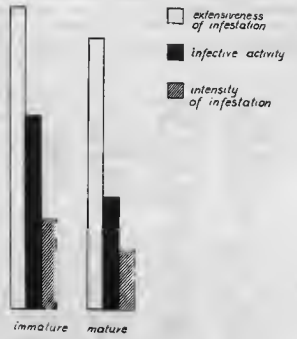
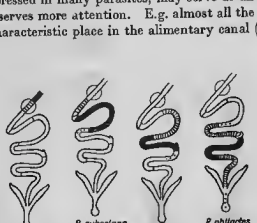


FIG. 6. — Infective activity of *S. gracilis* oncospheres in *Cypridopsis vidua* at different age (After Grytner-Zięcina unpubl.).

FIG. 7. — Infective activity of *S. gracilis* oncospheres in *Notodromas monacha* of both sexes (After Grytner-Zięcina unpubl.).

Source : MNHN, Paris

remind of the necessity of a good identifying of species in research devoted to the specificity. The topospecificity, distinctly expressed in many parasites, may serve as an additional ecological criterion for identifying species and deserves more attention. E.g. almost all the eight cestode species common in wild mute swans has its characteristic place in the alimentary canal (Fig. 8).



1 — most often and most intensive infestation,
2 — less often and less intensive infestation, 3 — rare infestation.

Fig. 8. — Topospecificity of tapeworms of the wild mute swan (After Czapliński 1973, 1975).

Valuable investigations on morphological variability of Hymenolepididae were begun experimentally by Misiura (1971) on *Sobolevicanthus gracilis* rostellar hooks. These hooks are one of the most stable characters of these tapeworms. She found an unexpectedly wide range of variability of the hooks length influenced by the intensity of infestation in the intermediate hosts. Similar results were obtained by Czapliński *et al.* 1978 in *Diorchis stefańskii*. Olszewska (unpubl.) confirmed in this parasite species results known till now in *S. gracilis* only by Misuira (1971) : the rostellar hooks complete their growth in the intermediate host.

Another morphological feature is the good visibility in fresh material of the structure of the envelops of the oncosphere. *Fimbriaria fasciolaris* eggs were suspected to be very variable in shape and size. Experiments made by Wilanowicz demonstrated that there is a statistically significant difference between smaller eggs obtained from cestodes grown up in *Gallus gallus domesticus* and bigger ones obtained in tapeworms from experimentally infected *Anas platyrhynchos domestica*. What is more there are significant differences between eggs from various strobilae grown up in hens while such differences do not exist when comparing eggs from various strobilae grown up in ducks. It appears to me, that it speaks in favour of a morphological stability of the eggs in a proper and typical host — the duck and of its lack in an unusual host — the hen. However, in no case a similarity of these eggs to the two other types of eggs found under natural conditions, rowed with differently formed inner envelope and arranged in " packets ", have been discovered. Thus a conclusion may be drawn that the shape of the entire egg is probably of taxonomic value for the genus Fimbriaria which consists of more species than hitherto described.

Source : MNHN, Paris

Conclusions

1. Intensity and extensiveness of infestation under natural conditions are very important but not fully satisfying data for determination of a specific host — parasite system.

2. Not only the species of the host, but also its strain, age and sex are important factors influencing the biological features as infective activity of the larvae, topospecificity and even, morphological features as hook and egg size of tapeworms and may be valuable in research on specificity.

3. It is proposed that a host can only be regarded as specific for a particular species of parasite if its life cycle may be completed in it and full development of successive generations occurs.

REFERENCES

1. Czapliński, B., 1973. — The aim and problems of the International Conference devoted to Hymenolepididae. Materials of the Int. Conf. on Hymenolepididae Warsaw 14-16 Sept. 1973, III-XV.
2. Czapliński, B., 1975. — Hymenolepididae parasitizing wild mute swans *Cygnus olor* (*Gm.*) of different age in Poland. *Acta Parasitol. Pol.*, 23, 305-327.
3. Czapliński, B., 1980. — Die Bedeutung von Umweltfaktoren 1. Ordung für die Parasiteninfektion. *Angew. Parasitol.*, *21*, 215-221.
4. Czapliński, B., Baginska-Olszewska, G., Zięcina, B., 1978. — The variability of the length of the rostellar hooks of *Diorchis stefanskii* Czaplinski 1956. Fourth Int. Cong. Par., Sect B, 38.
5. Jaroš, W., 1973. — The influence of host features of various strains of inbred mice on the biology of postlarval forms of *Hymenolepis nana*. Materials of the Int. Conf. on Hymenolepididae, Warsaw 14-16 Sept. 1973, 64-72.
6. Misiura, M., 1971. — Morphological variations in *Sobolevicanthus gracilis* (Zeder, 1803) (Cestoda, Hymenolepididae). I. Variability of the rostellar books and its cause. *Acta Parasitol. Pol.*, *19* (5), 69-80.
7. Misiura, M., 1972. — The development of *Sobolevicanthus gracilis* (Zeder, 1803) Spassky et Spasskaya, 1954 (Cestoda, Hymenolepididae) in experimentally infected bird hosts of different orders. *Acta Parasitol. Pol.*, *20* (41), 483-495.
8. Misiura, M., 1973. — Morphological variations in *Sobolevicanthus gracilis* (Zeder, 1803) (Cestoda, Hymenolepididae). II. Variability of strobila and internal organs. *Acta Parasitol. Pol.*, *21*, *24*, 335-348.

DISCUSSION

Wertheim. — Everyone working with a group of parasites is aware of the great variability between specimens recovered from different hosts, however, there are few studies in which this variability is emphasized and analyzed. Dr. Czaplinski's extensive, quantitative study dealing with host influence on the morphology and biology of parasites is an important contribution to the methodology of studying parasite taxonomy and specificity.

Combes. — Lorsque la fécondité d'un parasite décroît à la suite de passages successifs dans un hôte peu favorable, vous invoquez l'intervention possible d'un mécanisme sélectif. Or, une « sélection » a habituellement pour résultat une meilleure réussite du processus considéré. Pensez-vous donc que la sélection est réellement en cause ?

Czapliński. — We don't really know. Many factors may be involved.

Euzet. — Les infestations des hôtes définitifs par *Sobolevicanthus gracilis* étant expérimentales, on peut voir dans ces résultats une bonne illustration du schéma que nous avons proposé avec Combes pour expliquer la spécificité parasitaire.

Source : MNHN, Paris

Parmi les Oiseaux infestés, certains sont des hôtes potentiels, c'est-à-dire qu'ils sont inclus dans l'angle d'exigence du Cestode parasite. Seuls les Anséri formes sont des hôtes effectifs, car ils sont en contact avec les Ostracodes, hôtes intermédiaires. *Gallus* et *Columba*, hôtes potentiels, ne peuvent être infestés que s'ils franchissent (ou si on leur fait franchir) ce que nous avons nommé le filtre éthologique.

L'importance des résultats présentés par M. Czapliński est que ce passage se traduit par une diminution de l'infestivité des oncosphères chez les hôtes aquatiques.

Mais est-ce que cela n'entraîne pas aussi des changements dans les potentialités du parasite ?

Hennache. — Les barrières géographiques peuvent être importantes aussi :

Dans nos élevages de Mallophages, les 2 espèces parasites du Nandou sont élevées sur des plumes d'Émeu. Dans la nature, l'Émeu ne peut être en contact avec ces espèces.

Source : MNHN, Paris

ORIGINS AND EVOLUTION OF ACANTHOCEPHALAN WORMS

BY

Simon Conway Morris * and D. W. T. Crompton **

INTRODUCTION

The case for considering the Acanthocephala as a separate phylum was clearly presented by Van Cleave (1948), and since then most authorities have accepted and supported his view (Petrotschenko, 1956, 1958 ; Golvan, 1958 ; Yamaguti, 1963 ; Bullock, 1969 ; Schmidt, 1969). All known living species of Acanthocephala are endoparasites which attain sexual maturity in the vertebrate alimentary tract ; most appear to be confined to the small intestine (Crompton, 1975). Throughout this review, we have adopted the simple classification of Bullock (1969) which recognizes 3 orders, Palaeacanthocephala, Archiacanthocephala and Eoacanthocephala, within the phylum. The purpose of our contribution is threefold. First, we intend to augment the view that acanthocephalans have affinities with the aschelminths (see Whitfield, 1971b), and the priapulids in particular (Meyer, 1933 ; Lang, 1953 ; Golvan, 1958), by considering the possibility that a Cambrian fossil worm (Conway Morris, 1977) might be related to the ancestors of the Acanthocephala. An ingenious suggestion by Nicholas (1971) that such ancestors might have been minute animals inhabiting the interstices of marine sediments is supported by other evidence. Secondly, we wish to discuss how parasitism in acanthocephalans might have originated and developed. This topic is based on various observations and ideas in the literature. Thirdly, we hope to highlight some problems of understanding evolution within the Acanthocephala itself. In this context, we have found the approaches of Llewellyn (1965) and Inglis (1971) to parasite evolution most stimulating.

LIVING ACANTHOCEPHALA

The adults of most species of Acanthocephala are relatively small worms measuring a few millimetres in length (see Meyer, 1933 ; Yamaguti, 1963). Nearly all acanthocephalans are easily recognisable. They have a retractable prohoscis, which nearly always bears hooks, a muscular prohoscis sheath or receptaculum, a pair of lemnisci and a characteristic body wall. There is an extensive body cavity, which is usually assumed to be a pseudocoel (Hyman, 1951), but no alimentary tract has been observed at any stage of the life cycle. The male reproductive system consists in essence of paired testes, cement glands and copulatory apparatus, while the female system comprises an efferent duct

* Department of Earth Sciences, The Open University, Walton Hall, Milton Keynes, U.K.
** The Molteno Institute, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge U.K.

Source : MNHN, Paris

and ovarian tissue (Parshad & Crompton, 1981). The main parts of the female efferent duct are the vagina, uterus and uterine bell (Whitfield, 1968). The ovarian tissue is composed of a variable number of free ovaries which float in the fluid of the body cavity, either freely or loosely constrained in the ligament sacs. Where known, the life-cycle is indirect and development always involves an arthropod as intermediate host. Ostracodes, amphipods and isopods, all of which are crustaceans, are frequently encountered as intermediate hosts for palaeacanthocephalan and eoacanthocephalan species, and insects for archiacanthocephalans (Yamaguti, 1963 ; Bullock, 1969). After development within the body cavity of the adult female worm, the shelled acanthors are released through the efferent duct and eventually are discharged in the faeces of the definitive host. On ingestion by a susceptible arthropod host, the acanthor is liberated from its surrounding envelopes and bores through the intestinal wall into the haemocoel. The definitive host acquires acanthocephalans by eating arthropods containing infective juvenile or cystacanth stages. The life cycle may be prolonged and made more complicated by the inclusion of transport or paratenic hosts (Van Cleave, 1953).

The degree of host specificity in acanthocephalans was reviewed by Golvan (1957), who emphasized that any generalizations are difficult because relatively few life cycles have been fully elucidated and most of those are for the Eoacanthocephala. Golvan (1957) concluded that host specificity for the intermediate arthropod host is sometimes moderately strong, and in some cases markedly so. Host specificity for the definitive vertebrate host appears generally to be weaker. Host specificity in paratenic hosts appears to be unproven, and is guided mostly by their being intercalations in the food chain between intermediate and definitive hosts with the eating habits of the latter determining the type of paratenic host.

This summary of the biology of living Acanthocephala is given here because satisfactory hypotheses and explanations about the origins and evolution of these worms should attempt to account for their major morphological and biological features.

ORIGINS

The majority of workers consider the Acanthocephala to be related to one or more of the 6 phyla that are grouped as the Aschelminthes. Two phyla have been particularly linked with the Acanthocephala : the Rotifera (Haffner, 1950 ; Wright & Lumsden, 1969 ; Storch & Welsch, 1969 ; Whitfield, 1971b ; Graeber & Storch, 1978) and the Priapulida (Meyer, 1928, 1933 ; Lang, 1953 ; Golvan, 1958 ; Crompton, 1975 ; Conway Morris, 1977). The most detailed arguments for a relationship between Acanthocephala and Priapulida are given by Golvan (1958). More recently an important source of fossil evidence has emerged that not only supports Golvan's suggestions, but appears to throw further light on the antiquity of the Acanthocephala (Van Cleave, 1924) and their origins.

The fossil evidence comes from a mid-Cambrian unit known as the Burgess Shale (about 530 million years old), which is exposed in the Canadian Rockies of southern British Columbia. The fauna was marine (Conway Morris, 1979 ; Conway Morris & Whittington, 1979 ; Whittington, 1980) and most of it lived in or on muddy sediments at over 100 m depth close to the base of a large reef. The diversity of the fauna exceeds that of any other Cambrian locality. It is dominated by arthropods (37 % of genera, 57 % of individuals), but other groups include priapulids, polychaetes, molluscs, chordates, cnidarians and sponges.

Although it had long been known that there is a diverse collection of fossil worms in the Burgess Shale, the existence of a prominent assemblage of priapulids is a more recent discovery (Conway Morris, 1977). One of these worms, *Ottoia prolifica*, had already been compared to priapulids as well as acanthocephalans (Meyer, 1933 ; Lang, 1953 ; Golvan, 1958). Although Meyer (1933) and Lang (1953) compared *O. prolifica* with Acanthocephala and Priapulida, there is amongst the Burgess Shale assemblage a much rarer species (18 specimens as against about 1495 of *O. prolifica*), known as *Ancalagon minor*, that would appear to have even closer affinities with the Acanthocephala than *O. pro-*

Source : MNHN, Paris

lifica (Conway Morris, 1977). The significance of *A. minor* is that it shows some striking similarities with the reconstruction by Golvan (1958) of an ancestral proto-acanthocephalan worm.

Ancalagon minor averaged about 60 mm in length and was divided into a proboscis and annulated trunk. The proboscis bore numerous simple hooks and a series of about 10 circumoral teeth. If Acanthocephala and Priapulida are related, an important comparison lies in the homologies of the proboscides. In priapulids, the proboscis armature or scalids are usually hook-like. They are separated from the oral teeth by a more or less unarmed region known as the collar. It seems credible that the scalid-bearing part of the proboscis is equivalent to the hooked section of the acanthocephalan proboscis (Lang, 1953 ; Conway Morris, 1977). In comparison with *O. prolifica* rather little is known about the internal anatomy of *A. minor*, although there is evidence for a straight gut with terminal openings as in Golvan's hypothetical proto-acanthocephalan.

The Burgess Shale priapulids probably lived for much of their life within the sediment and some appear to have been active burrowers. Nicholas (1971) and Whitfield (1971a) have emphasized that the free-living ancestors of the Acanthocephala may have been burrowers in marine sediments. Nicholas (1971) has further suggested that the ancestors of the Acanthocephala may have been minute animals, living between sediment grains as members of the interstitial meiofauna. Meiofaunal animals have been defined as those animals which can pass through a 500 μm seive, but which are retained by a 50 μm mesh (Eltringham, 1971). Only one of the Burgess Shale priapulids (*Lecythioscopa simplex*, adult length c. 5 mm) approaches the meiofaunal size range.

If it be accepted that the ancestor was meiofaunal, meaning that *A. minor* and other Burgess Shale priapulids would have been more distantly related to the ancestor than has been implied so far, we may imagine that the evolution of meiofaunal species transitional from priapulids to acanthocephalans could have arisen through the process of progenesis. In progenesis, sexual development is accelerated relative to somatic development to produce an animal broadly equivalent to a sexually mature larva. Gould (1977) has emphasized the probable importance of progenesis in the evolution of both meiofaunal and parasitic animals. Gould links progenesis with a life history showing r-selection. An organism showing pure r-selection will have features such as high fecundity, rapid maturation and short life, rapid development, small egg size and limited parental care (see Jennings & Calow, 1975). These features are regarded as an emphasis on production in unstable and patchy environments with unpredictable resources.

If progenesis was involved in the early evolutionary history of Acanthocephala as parasites, as against their origins in the meiofauna, it would appear that the advantage lay in the development of a reproductive system that ensured high fecundity. The unique reproductive system of Acanthocephala (Parshad & Crompton, 1981) may owe its arrangement to two major evolutionary steps during their early evolution. Firstly, the development of internal fertilization and associated modification of the reproductive system in meiofaunal forms. Secondly, the continued specialization of the reproductive organs to maximize egg production in parasites.

ACANTHOCEPHALA AND ENDOPARASITISM

It is now appropriate to consider how and when the first Acanthocephala, or their ancestors, became endoparasites. Barring some extraordinary fossil discovery, the original course of events will remain speculative. The best approach involves extrapolation back in time from present knowledge of host-parasite relationships and the unsettled question of the evolutionary significance of host-specificity. As Llewellyn (1965) has pointed out, parasites which include two or more hosts in their life cycle could have acquired the different hosts either simultaneously or in succession, with the latter alternative appearing to be the more plausible. In the case of the Acanthocephala it might be argued that arthropods represent the original host with the vertebrates, now the definitive hosts, being an interpolation in the life cycle. Perhaps the eggs or larvae (or even adults) of the ancestral acantho-

Source : MNHN, Paris

cephalans in the mid-Cambrian period were raked up from the sediments and eaten by deposit-feeding arthropods. The early acanthocephalans may then have become encysted in the tissues of their arthropod hosts. Perhaps their reproduction could not be completed, or their eggs released, until they were liberated from the arthropod after its death. The aquatic arthropods that act as intermediate hosts for modern Acanthocephala are usually representatives of the ostracodes, amphipods or isopods, all of which belong to the Crustacea. The presence of predatory vertebrates which fed on arthropods, including those harbouring acanthocephalans, may have marked the first steps towards the complete life cycle seen today. The entire acanthocephalan life cycle with transmission between hosts is dependent on host feeding habits. Many definitive hosts of modern acanthocephalan appear to be predators either near or at the top of the trophic pyramid. By encysting in an arthropod host, which operate at a lower level of the trophic pyramid, the parasite joins a "ladder" that can move it up the pyramid through predator-prey relationships (see Van Cleave, 1953). Golvan (1957) bas emphasized the importance of paratenic hosts as links in the "ladder" through the trophic pyramid.

EVOLUTION WITHIN THE ACANTHOCEPHALA

Sufficient time has probably elapsed since the appearance of the first acanthocephalans for many new species to have arisen and for their morphology and physiology to have changed under selection pressures imposed by endoparasitism and the evolution of their hosts. No group of Acanthocephala can be identified as being more primitive than the others solely on the basis of characters that are shared either with the fossilized remains or living examples of free-living relatives.

In our attempt to assess the interrelationships of the 3 orders (Bullock, 1969), we have assumed that 2 of them did not arise simultaneously from the third order to give a trichotomous relationship. It seems plausible that evolutionary branching would have been dichotomous. Such branching means that 2 of the orders would be more closely related to each other than either one to the third. The possible relationships between the 3 orders under a scheme of dichotomous branching may be shown in with cladograms. This simple use of cladistics (see Ashlock, 1974; Patterson, 1980) might provide the entry to a more detailed cladistic analysis of acanthocephalan anatomical features that could provide useful pointers to relationships within the Acanthocephala. At present, we feel that the Palaeacanthocephala is more primitive than the other 2 orders. In our view, further evidence of acanthocephalan interrelationships may be obtained from examining host lists, particularly those pertaining to the Palaeacanthocephala. Most species of this order depend upon aquatic crustaceans for intermediate hosts, and not surprisingly the definitive host is usually a teleost fish (Yamaguti, 1963). A number of acanthocephalan genera, however, have been recorded from more primitive fish. Several interesting observations arise from this compilation provided that the parasites attain sexual maturity in these hosts and the identifications are valid. The record of *Acanthocephaloides* in an elasmobranch (*Raja*) is highly unusual for acanthocephalans and may represent an accidental infection. The presence, however, of this genus and *Echinorhynchus* in the lamprey (*Petromyzon*) is especially interesting. Lampreys belong to the Agnatha which were the first fish to appear in the Upper Cambrian (Repetski, 1978). The exact relationship of lampreys (and hagfish) to the extinct agnathans of the Lower Palaeozoic is not clear, but lampreys themselves are known as fossils from the Upper Carboniferous (Bardack & Zangerl, 1971). Equally interesting is the infection by several palaeacanthocephalans of the primitive sturgeon (*Acipenser*, chondrostean) and bowfin (*Amia*, holostean). Although both groups of fish first appear in the Palaeozoic, the families Acipenseridae and Amiidae appear in the Cretaceous and Jurassic respectively. Of special note is the genus *Leptorhynchoides* (Kostileff, 1924; Meyer, 1933; Yamaguti, 1963) which occurs in both *Acipenser* and *Amia*. Furthermore, one species (*L. plagicephalus*) occurs mainly in *Acipenser*, whereas the other palaeacanthocephalan species are also found in teleosts. The host distribution of *Leptorhynchoides* suggests that it may represent a primitive genus and should he singled out for intensive study. The association of Palaeacantho-

Source : MNHN, Paris

cephala with these ancient types of fish may also indicate that this order is the most primitive of the Acanthocephala.

CONCLUSIONS

We have not come across any convincing evidence to indicate that the Acanthocephala should not be recognized as a separate phylum within the loosely defined superphylum of Aschelminthes. The Acanthocephala may have arisen from a small meiofaunal marine priapulid which arose by progenesis. Alternatively, this meiofaunal worm may have been ancestral to both Acanthocephala and Priapulida. Fossil evidence from a mid-Cambrian locality strongly suggests priapulids flourished at that time and that one species, *Ancalagon minor*, had certain anatomical features comparable with those of both hypothetical proto-acanthocephalans and living forms.

The earliest Acanthocephala or their ancestors probably existed at the same time as an extensive marine arthropod fauna. Aquatic crustaceans and terrestrial insects are major intermediate hosts of living acanthocephalans, and at generic level teleosts provide most of the definitive hosts. Both types of host, and paratenic hosts where present, acquire their acanthocephalans through feeding. It is suggested tentatively that the first Acanthocephala arose as parasites of arthropods only, but the development of vertebrate predator — arthropod prey associations led to the formation of the existing life cycle. The Palaeacanthocephala may be the most primitive order, but in general acanthocephalan phylogeny remains extremely speculative. A cladistic approach may provide new insights.

REFERENCES

Ashlock, P. D. (1974). — The uses of cladistics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 81-99.

Bardack, D. & Zangerl, R. (1971). — Lampreys in the fossil record. In *The Biology of Lampreys* (ed. M. W. Hardisty and I. C. Potter), 1. New York & London : Academic Press, 67-84.

Bullock, W. L. (1969). — Morphological features as tools and as pitfalls in acanthocephalan systematics. In *Problems in Systematics of Parasites* (ed. G. D. Schmidt), Baltimore : University Park Press, 9-45.

Conway Morris, S. (1977). — Fossil priapulid worms. *Special Papers in Palaeontology* 20, 1-95.

Conway Morris, S. (1979). — The Burgess Shale (Middle Cambrian) fauna. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 327-349.

Conway Morris, S. & Whittington, H. B. (1979). — The animals of the Burgess Shale. *Scientific American* 241 (1), 122-133.

Crompton, D. W.T. (1975). — Relationships between Acanthocephala and their hosts. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 29, 467-504.

Eltringham, S. K. (1971). — *Life in Mud and Sand*. London : The English Universities Press Ltd.

Golvan, Y. J. (1957). — La spécificité parasitaire chez les acanthocephales. In *Premier Symposium sur lo spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés* (ed. Baer, J. G.), Neuchâtel : Paul Attinger S.A., 244-254.

Golvan, Y. J. (1958). — Le phylum des Acanthocephala. Première note. Sa place dans l'échelle zoologique. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 33, 538-602.

Gould, S. J. (1977). — *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard : Belknap Press.

Graeber, K. & Storch, V. (1978). — Elektronenmikroskopische und morphometrische Untersuchungen am Integument der Acanthocephala (Aschelminthes). *Zeitschrift fur Parasitenkunde* 57, 121-135.

Haffner, K. (1950). — Organisation und systematische Stellung der Acanthocephalan. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 145, 245-274.

Source : MNHN, Paris

HYMAN, L. H. (1951). — *The Invertebrates : Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta*. Vol. 3. New York : McGraw-Hill.

INGLIS, W. G. (1971). — Speciation in parasitic nematodes. *Advances in Parasitology* 9, 185-223.

JENNINGS, J. B. & CALOW, P. (1975). — The relationship between high fecundity and the evolution of endoparasitism. *Œcologia* 21, 109-115.

KOSTILEFF, N. (1924). — Le genre *Leptorhynchoides*, nouveau genre d'acanthocephale parasite des poissons. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 2, 214-223.

LANG, K. (1953). — Die Entwicklung des Eies von *Priapulus caudatus* Lam. und die systemische Stellung der Priapuliden. *Arkiv för Zoologi* 5 (n.s.), 321-348.

LLEWELLYN, J. (1965). — The evolution of parasitic platyhelminths. In *Evolution of Parasites*, Third Symposium of the British Society for Parasitology (ed. A. E. R. Taylor), Oxford : Blackwell 47-78.

MEYER, A. (1928). — Die Furchung nebst Eibildung, Reifung und Befrüchtung der *Gigantorhynchus gigas*. *Zoologische Jahrbucher, Anatomie und Ontogenie der Tiere* 50, 117-218.

MEYER, A. (1933). — *Acanthocephola*. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bel 4, Aht. 2, Buck 2, Leipzig : Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H.

NICHOLAS, W. L. (1971). — The evolutionary origins of the Acanthocephala. *Journal of Parasitology* 57 (Setc. 11, pt. 2), 84-87.

PARSHAD, V. R. & CROMPTON, D. W. T. (1981). — Aspects of acanthocephalan reproduction. *Advances in Parasitology* (in press).

PATTERSON, C. (1980). — Cladistics. *Biologist* 27, 234-240.

PETROTSCHENKO, V. I. (1956). — *Acanthocephala of Wild and Domestic Animals*. Vol. 1. Moscow : Akademiya Nauk S.S.S.R. (in Russian).

PETROTSCHENKO, V. I. (1958). — *Acanthocephala of Wild and Domestic Animals*. Vol. 2. Moscow : Akademiya Nauk S.S.S.R. (in Russian).

REPETSKI, J. E. (1978). — A fish from the Upper Camhrian of North America. *Science* 200, 529-531.

SCHMIDT, G. D. (1969). — Acanthocephala as agents of disease in wild mammals. *Wildlife Diseases* 53, 10 pp (microfiche, Wildlife Disease Association, Ames, Iowa, U.S.A.).

STORCH, V. & WELSCH, U. (1969). — Uber den Aufbau der Rotatorienintegumentes. *Zeitschrift fur Zellforschung und Mikroskipische Anatomie* 95, 405-414.

VAN CLEAVE, H. J. (1924). — A critical study of the Acanthocephala described and identified by Joseph Leidy. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 76*, 279-334.

VAN CLEAVE, H. J. (1948). — Expanding horizons in the recognition of a phylum. *Journal of Parasitology* 34, 1-20.

VAN CLEAVE, H. J. (1953). — Acanthocephala of North American mammals. *Illinois Biological Monographs* 23, 1-179.

WHITFIELD, P. J. (1968). — A histological description of the uterine bell of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala). *Parasitology* 58, 671-682.

WHITFIELD, P. J. (1971a). — The locomotion of the acanthor of *Moniliformis dubius* (Archiacanthocephala). *Parasitology* 62, 35-47.

WHITFIELD, P. J. (1971b). — Phylogenetic affinities of Acanthocephala : an assessment of ultrastructural evidence. *Parasitology* 63, 49-58.

WHITTINGTON, H. B. (1980). — The significance of the fauna of the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. *Proceedings of the Geologists' Association* 91, 127-148.

WRIGHT, D. & LUMSDEN, R. D. (1969). — Ultrastructure of the tegumentary porecanal system of the acanthocephalan *Moniliformis dubius*. *Journal of Parasitology* 55, 993-1003.

YAMAGUTI, S. (1963). — *Systema Helminthum*. Vol. 5, *Acanthocephala*. New York & London : John Wiley & Sons.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

COMBES. — With Digenea and Cestoda some of us support the hypothesis that the invertebrates are the first "historical" hosts because specificity is narrower at their level than that of the vertebrate host. Could you comment on the Acanthocephala ?

CROMPTON. — We know too few species well enough to even speculate on this.

CHABAUD. — Pour les Nématodes, le phénomène est inverse de celui constaté chez les Digènes. Les travaux de M. Sprent sur les Ascarides de Serpents sont particulièrement démonstratifs. Il s'agit d'une pyramide alimentaire, sans aucune spécificité pour les premiers stades larvaires. A chaque stade du développement, le spectre des hôtes permettant la croissance se rétrécit et la femelle de l'Ascaride ne forme ses œufs que chez une seule espèce de Serpent.

En règle générale, il semble donc que l'hôte primordial (Mollusque pour le Digène, Vertébré pour le Nématode) est plus spécifique que l'hôte acquis secondairement.

EUZET. — Pour les Cestodes, la pyramide est la même que pour les Nématodes : le dernier hôte est le plus spécifique. Par exemple, chez les Tétrarhynques, les larves se trouvent dans plusieurs Téléostéens, les adultes dans un seul Sélacien.

COMBES. — Il s'agit de la spécificité au niveau du procercoïde.

EUZET. — La spécificité du procercoïde n'est en général pas connue. Chez certains *Triaenophorus*, le procercoïde peut parasiter différents Copépodes suivant la saison.

LLEWELLYN. — La spécificité varie avec l'époque de l'année. D'autre part, certains Cestodes sont spécifiques pour les hôtes intermédiaires, d'autres pas.

BURT. — Les Cestodes les plus primitifs s'opposent aux plus évolués. Chez les primitifs, la spécificité du 1er hôte est la plus forte ; chez les plus récents, il y a inversion du phénomène ; pour les Taenias, la spécificité est la même pour larves et adultes.

ADAMSON. — I was struck by the superficial similarity between the fossil Priapulids and the Acanthocephalids. What are the major differences between the groups that lead you to place them in separate orders ?

CROMPTON. — The structure of the reproductive tract in Acanthocephalids is quite different from that of any other group.

SPRENT. — Why did you choose crustaceans as the first hosts ? What percentage of known life histories of Acanthocephala involve Crustacea ? Do you consider that Crustacea ever acted as definitive hosts ?

CROMPTON. — Most Acanthocephala use Crustacea but I said arthropods and *not* Crustacea.

LAVOCAT. — Comment les Acanthocéphales seraient-ils devenus adultes chez des Vertébrés au Cambrien ?

CROMPTON. — Ils auraient été d'abord parasites de Crustacés au Dévonien, puis des premiers Poissons. L'hôte Vertébré est venu après l'hôte Invertébré.

SCHAD. — Is anything known about the chemistry of the hooks of the Acanthocephala and the priapulids that would indicate a relationship ?

CROMPTON. — No.

INGLIS. — I will comment on two things, the first is specific to Dr. Crompton's thesis, and the second is general to the Colloque.

Firstly, and very briefly, if Acanthocephala arose from Priapulids, they are both either Coelomate or Pseudocoelomate. The general view, at present, is in disagreement and is that Priapulids are Coelomate and Acanthocephala are not. It is not easy to establish the condition with rigour but I would not be surprised if the Acanthocephala were Coelomate.

Secondly, I suggest that this meeting would do a service to Parasitology if we established what we mean when we say that a species or group of species is very (= highly) host specific, slightly host specific, not specific, etc... and if we also agreed to always give some indication of the evidence on which the claim is based. For example, is it from taxonomic studies of a genus, family, order, etc... or one experimental life cycle, or three life cycles in a superfamily of three hundred species. We seem to be giving equal weight to all these evidences to-day and are, consequently, concealing the fragility of much of the argument.

Source : MNHN, Paris

Finally, I believe that we must also recognize that much of the argument depends on thinking that a genus of Nematodes (for example) is somehow the same as a genus of Mammals or Birds or Crustacea. This is not, I think, true since I suspect that a genus of Nematodes is probably equivalent to a family of Birds or Mammals while an order, such as the Primates equates to a superfamily, or less, of most Invertebrates. The question is not simply academic since it seems to be the basis for some, possibly most (?), of the arguments that parasites are, or may be, more narrowly specific to an Invertebrate intermediate host than to their Vertebrate final host.

ANDERSON. — Do fossil priapulids differ greatly from modern species ?

CROMPTON. — Apparently little.

Source : MNHN, Paris

LES RÈGLES PARASITOPHYLÉTIQUES COMME PHÉNOMÈNE DE LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION [1]

PAR

Wolfdietrich EICHLER

La théorie de l'évolution comporte, parmi d'autres aspects, les phénomènes de la radiation des espèces et de leur adaptation à de nouvelles niches. La base de cette évolution est l'existence d'un territoire assez large pour permettre l'évolution de nouvelles mutations ou combinaisons génétiques, à l'origine de nouvelles entités évolutives. La diversité et la grandeur du territoire déterminent la possibilité de réalisation des mécanismes d'isolement nécessaires à la création de ces entités nouvelles.

Le parasitisme est un phénomène de dépendance d'un convive vis-à-vis de son hôte, phénomène qui agit comme processus évolutif dynamique déterminant un choix d'hôtes de plus en plus étroit. La conséquence obligatoire de la spécificité parasitaire est la parasitophylèse. Ce phénomène de co-évolution s'exprime par différentes règles parasitopbylétiques. On les observe en étudiant, par exemple, les relations des mallophages avec leurs hôtes. Ces règles montrent comment la radiation et la différenciation de l'hôte sont suivies par celles du parasite.

J'individualise deux facteurs par lesquels se réalise ce complexe parasitophylétique.

L'un de ces deux facteurs est le facteur de la radiation. Chez les animaux libres, nous avons l'expérience biogéographique, mille fois confirmée, de la radiation comme base de la spéciation. Quant aux ectoparasites, par exemple les mallophages, le territoire qui détermine l'évolution des organismes libres est remplacé chez eux par les niches offertes par leurs hôtes. La diversité des hôtes détermine — comme dans un archipel — la diversification des parasites. Il en résulte les règles de Fahrenholz, de Szidat et de Timmermann. La règle de Fahrenholz affirme que la classification des taxa génériques et infragénériques des parasites récapitule celle de leurs hôtes. La règle de Szidat montre le parallélisme du niveau d'organisation entre hôtes et parasites. Et la règle de Timmermann indique que les hôtes aberrants hébergent des parasites aberrants. La règle de Szidat rappelle celle de Samšiňák, selon laquelle la vitesse de l'évolution entre différentes espèces d'un groupement d'hôtes se retrouve dans la situation correspondante de leurs parasites. Dans le cas des ectoparasites permanents et stationnaires, le phénomène de subspéciation géographique, constaté normalement chez les animaux libres, est remplacé par un phénomène de microspéciation correspondant à l'adaptation à l'hôte et aboutissant à la formation de sous-espèces caractéristiques de l'hôte (cf. Eichler, 1966).

Le second des deux facteurs mentionnés ci-dessus est le facteur « surface d'accueil ». Si l'hôte appartient à un groupe zoologique riche qui a de nombreuses entités taxonomiques proches, cela ne permet pas seulement une radiation d'espèces parasitaires très voisines, mais également l'évolution d'autres types de parasites répandus sur le même milieu d'accueil. Le phénomène inverse se présente aussi : si, par exemple, un hôte semble être isolé dans sa position systématique, mais qu'il soit néanmoins parasité par plusieurs types de mallophages, cela indiquera qu'il n'est pas, en réalité, très isolé, mais qu'il est proche d'un groupe majeur. A ce propos, on peut citer le Hoatzin comme un groupe assez proche des Rallidés, ainsi que je l'ai proposé dans ma classification des Oiseaux, plaçant les Opisthocomiformes au voisinage direct des Ralliformes parmi les Kolobathrornithes primitifs.

1. Travail non présenté ni discuté, Monsieur Eichler n'ayant pas pu venir.

Source : MNHN, Paris

L'exception à ce phénomène pourrait être le cas d'un vertébré survivant à un groupement éteint depuis peu.

Si, dans la règle précédente, connue sous le nom de régle d'Eichler, on transpose la notion d'abondance d'espèces voisines, qui constitue la surface d'accueil, en abondance de la population de l'espèce hôte, on arrive à la règle de Janiszewska, selon laquelle les hôtes plus fréquents disposent en général d'une faunule parasitaire plus riche. Cela fait la transition avec les trois nouvelles règles que j'ai formulées (1980 L) pour les diptères oestroides et dédiées à Grunin, Breev et Dogiel : *a*) certains groupes de parasites n'existent que sur un nombre limité d'individus de l'espèce-hôte ; *b*) en cas de diminution du nombre d'individus de l'hôte, le nombre des parasites diminue encore plus vite ; *c*) un parasite ne peut changer d'hôte que lorsqu'il est très abondant sur cet hôte, mais non dans la phase de diminution de cette abondance dans la période précédant l'extinction de son hôte. Ces trois règles sont des règles parasitologiques pures, car elles concernent l'hôte comme base du développement et l'existence d'un organisme parasitaire comme espèce spécifique. Elles intéressent donc notre thème général de la spécificité parasitaire des parasites des vertébrés ; cependant, elles ne concernent pas le phénomène de parasitophylése dans son sens évolutif.

Il faut ajouter ici la règle de Złotorzycka, qui nous indique qu'un oiseau de grande taille offre plus de niches écologiques et permet une faunule parasitaire plus grande que si l'hôte est plus petit. Mais il s'agit plus ici d'une règle d'écologie — ou, comme on pourrait dire, spécialement de la nichologie — que de la parasitophylèse.

Néanmoins, la considération de la règle de Złotorzycka nous conduit à un troisième aspect de la spécificité parasitaire, qui n'est pas inclus dans ma conception des deux facteurs explicités ci-dessus ; c'est la régle de Harrison qui affirme que la taille du corps du parasite augmente lorsque l'hôte est plus grand — naturellement cela n'est vrai qu'avec des espèces très voisines. Ce phénomène a été étudié en détail seulement avec les mallophages. J'ai analysé quelques aspects de cette régle dans un récent travail (1980 W) et j'ai dû, à cette occasion, contredire les thèses de Lakshminarayana sur ce sujet, ce qui mérite d'être approfondi par des études ultérieures.

Pour résumer mes réflexions et pensées, je conclus que les règles parasitophylétiques expriment et soutiennent l'évolution des êtres organisés dans le sens de la théorie moderne synthétique de l'évolution. La majorité des règles parasitophylétiques a été développée en étudiant les relations entre les mallophages et leurs hôtes. La littérature biologique moderne montre que ce principe est valable aussi dans beaucoup d'autres cas de relations entre les hôtes et leurs parasites ou leurs symbiontes.

BIBLIOGRAPHIE

Eichler, Wd. (1963 B). — Mallophaga. — Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs (Leipzig) Fünfter Band, III. Abteilung, 7. Buch, vol. b 1.

Eichler, Wd. (1966). — Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. — *Syst. Zool.* (Lawrence) *15* (3) : 216-218.

Eichler, Wd. (1970 R). — Evolutionistische Aspekte des Wirt-Parasit-Verhältnisses. — *Angew. Parasitol.* (Jena) *11* : 134-140.

Eichler, Wd. (1976 D). — Der Parasitismus als dialektischer Indikator der Evolution — mit besonderer Berücksichtigung der parasitophyletischen Regeln. — *Biol. Schule* (Berlin) *25* (1) : 35-38.

Eichler, Wd. (1977 U). — Kriterij podvida u äktoparazitov (na primere puchoedov). — *Parazitologija* (Leningrad) *11* : 467-473.

Eichler, Wd. (1978 H). — Neuere Überlegungen zu den parasitophyletischen Regeln. — *Helminthologia* (Bratislava) *14* : 441-450.

Source : MNHN, Paris

EICHLER, Wd. (1980 L). — Über gewisse Wechselbeziehungen zwischen Ökologie und Evolution in der Sphäre des Parasitismus. — *Disch. ent. Z.* (Berlin) N.F. 27 (IV-V) : 189-197.

EICHLER, Wd. (1980 W). — Die Evolution des Parasitismus in ihrer Widerspiegelung durch die parasitophyletischen Regeln. — In W. Vent « Beiträge zu Prinzipien und Problemen der Systematik und Evolutionsforschung aus dem Museum für Naturkunde » (Berlin, Humboldt-Universität) : 129-137.

LAKSHMINARAYANA, K. V. (1973). — Mallophaga Indica VIII. Harrison's law versus *Struthiolipeurus* with remark on host relationships. — *Angew. Parasitol.* (Jena) 14 : 227-231.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SPECTRE D'HÔTES ET ÉVOLUTION DES NÉMATODES PARASITES DE VERTÉBRÉS

PAR

A. G. CHABAUD [1]

L'évolution morphologique des Nématodes parasites de Vertébrés est riche et diversifiée dans le détail mais, dans chaque ordre ou super-famille, elle obéit à des lois caractéristiques très strictes qui commencent à être bien précisées. Il devient donc presque toujours possible, en comparant deux espèces d'une même lignée, de savoir quelle est la plus primitive et quelle est la plus évoluée et l'on obtient généralement de bonnes sériations morphologiques à l'échelle des familles, genres et espèces.

Ces documents ayant été établis sur des bases exclusivement morphologiques, il est intéressant dans un deuxième temps, de les confronter avec le spectre d'hôtes.

Le *spectre d'hôtes* d'un parasite est la liste des animaux chez lesquels il a été signalé. Il est parfois nécessaire d'éliminer dans le spectre d'hôtes les cas de *parasitisme accidentel* dans lesquels un parasite est trouvé accidentellement chez un hôte pour lequel il n'est nullement adapté (par exemple, un parasite d'Insecte trouvé dans l'estomac d'un Oiseau Insectivore).

Le cas des *parasites transfuges* est plus difficile. Il s'agit d'un parasite pouvant évoluer complètement chez un hôte différent de l'hôte normal, mais qui reste morphologiquement indistinguable. Ainsi, en France, *Molineus patens* (Duj., 1845), parasite de Mustelidae, est fréquent chez le Gliridae *Eliomys quercinus* ; de même *Trichostrongylus retortaeformis* (Zeder, 1800), parasite de Lagomorphes, n'est pas exceptionnel chez certains Campagnols.

Ce phénomène est important car il paraît être à l'origine du *phénomène de capture* qui, ainsi qu'il sera indiqué plus loin, est essentiel dans l'évolution des Nématodes.

Le *parasite de capture* est défini comme un parasite ayant subi, après son isolement chez un nouvel hôte, une spéciation qui le rend morphologiquement distinguable des souches d'origine (Chabaud, 1965).

Ce peut être un phénomène ponctuel ou, au contraire, le point de départ d'une nouvelle lignée.

La confrontation entre le spectre d'hôtes et la classification des parasites, obtenue par voie purement morphologique, conduit à différentes éventualités.

I. — SPECTRE ZOOLOGIQUEMENT COHÉRENT

La classification des parasites correspond à la classification des hôtes. Il s'agit de la spécificité phylogénique, relativement rare chez les Nématodes.

II. — SPECTRE ZOOLOGIQUEMENT INCOHÉRENT

Le spectre groupe des animaux n'ayant pas d'affinités zoologiques particulières.

1. Travail non présenté ni discuté, par manque de temps.

Source : MNHN, Paris

II. 1. — Spectre chronologiquement cohérent

Le spectre n'est pas lié aux affinités zoologiques qui existent entre les hôtes mais à l'époque géologique à laquelle ceux-ci sont apparus, donc à l' « ancienneté » relative des hôtes.

Un « *hôte ancien* » est un animal peu différent des fossiles qui existaient à une ère géologique ancienne, par exemple un Tenrecoidea, un *Didelphis*, un Dermoptère et même vraisemblablement un Chiroptère actuels diffèrent peu des animaux correspondants du début de l'ère tertiaire.

Un « *hôte relique* » a une signification différente d'un hôte ancien, car l'animal relique est défini comme espèce survivante d'un groupe zoologique autrefois épanoui.

Un « *hôte moderne* », au contraire, n'a de fossiles proches de lui qu'à une époque géologique relativement moderne. Par exemple, les premiers Ruminants proches de nos Bovidae actuels n'apparaissent qu'au Miocène.

Un « *hôte ambigu* » est d'interprétation parfois difficile. Ainsi, d'un point de vue parasitologique, un Felidae peut être un « hôte ancien » car il y a eu passage graduel entre les Créodontes et les Fissipèdes, mais dans d'autres cas, lorsque le parasite est plus sélectif, le même Felidae devient un « hôte moderne » car les ancêtres réellement proches n'apparaissent qu'aux environs du Miocène.

Les spectres d'hôtes chronologiquement cohérents peuvent se présenter de façon très différente selon le dynamisme évolutif de la lignée parasitaire en cause.

II. 1. A. — Spectre statique

Un spectre statique groupe des hôtes qui sont apparus à une période géologique déterminée et n'ont pas d'affinités zoologiques entre eux.

Ce phénomène s'explique aisément lorsque l'on remarque la stabilité de certains Nématodes.

Dans la grande majorité des cas, les hôtes reliques hébergent des Nématodes reliques. Ainsi *Hatterianema*, parasite du Rhynchocéphale, correspond parfaitement au Nématode hypothétique imaginé par Inglis (1967) comme ancêtre des Heterakoidea.

On peut donc supposer que lorsqu'un groupe de Vertébrés subit une explosion évolutive, il y a apparition d'un grand nombre de niches écologiques disponibles, et les parasites susceptibles d'évoluer à cette même période, et aptes à conquérir ces niches, explosent à leur tour. Puis l'évolution se bloque et ne s'effectue plus que par de faibles spéciations. La lignée parasitaire est alors caractéristique d'une période géologique déterminée.

La sous-famille des Molineinae est parasite d'animaux extrêmement variés : Batraciens, Reptiles, Oiseaux, Insectivores — Tenrecoidea, Carnivores, Chiroptères du vieux monde, Tupaiidés, Primates, Pholidotes, Tubulidentés, Rongeurs archaïques (Bathyergidés-Sciuridés). On y trouve donc presque tous les Vertébrés terrestres anciens, à l'exclusion d'une part des Vertébrés propres à l'Amérique du Sud et à l'Australie, et d'autre part des Vertébrés modernes. Il paraît donc logique de placer le développement de cette sous-famille au Paléocène.

Ce type de distribution existe chez d'autres groupes parasitaires que les Nématodes.

Pour les Plasmodium de Mammifères par exemple, Landau et coll. (1976) montrent que le spectre d'hôtes comprend les animaux apparus à l'Éocène environ. Ceux qui sont apparus antérieurement (Insectivores, Marsupiaux) ou ceux qui sont apparus postérieurement sont, à quelques exceptions près, indemnes de parasites.

II. 1. B. — Spectre dynamique

Dans ce cas, la sériation morphologique des parasites, depuis les plus primitifs jusqu'aux plus évolués, correspond aux dates géologiques successives auxquelles apparaissent les différents hôtes et non à leurs affinités zoologiques réciproques.

Source : MNHN, Paris

L'évolution générale des Trichostrongyloïdes, telle qu'elle est retracée par Durette-Desset et Chabaud (1977) est particulièrement démonstrative à cet égard. Ainsi, tous les Trichostrongyloïdes de Bovidés et de Cervidés dérivent de parasites de Lagomorphes et non de ceux d'Ungulés primitifs.

Cette évolution, qui s'effectue donc par une succession de phénomènes de capture, paraît être le processus le plus fréquemment suivi par les Nématodes (voir en particulier Quentin, 1971).

II. 2. — Spectre chronologiquement incohérent

La sériation morphologique des parasites ne coïncide ni avec la classification des hôtes ni avec leur ancienneté relative. Ce cas, qui n'est pas rare, peut être interprété en supposant qu'aucune lignée parasitaire n'est disponible pour s'adapter aux niches libres à l'époque où le groupe d'hôtes subit son explosion évolutive. Ce groupe d'hôtes peut donc être colonisé beaucoup plus tardivement, par un phénomène de capture, à partir de parasites ayant évolué chez des hôtes apparus plus tardivement.

L'analyse de Trichostrongyloïdes de Cricetidae (Durette-Desset, 1971) appuie cette hypothèse, car les Cricetidae de l'ancien monde n'ont pas de faune caractéristique, alors qu'en Amérique, il existe chez ces animaux une riche évolution, du Nord vers le Sud, de Nippostrongylidae qui ont évolué chez les Muridae puis les Arvicolidae.

Une autre hypothèse, reposant sur un phénomène de compétition qui éliminerait un groupe parasitaire ancien au profit d'un groupe plus moderne, pourrait, dans d'autres cas, expliquer ces spectres chronologiquement incohérents.

Un autre facteur de complexité provient de ce que nous ignorons la faune parasitaire des animaux éteints. Dans la famille des Rictulariidae, Quentin (1971) a montré que les espèces les plus primitives sont parasites de Rongeurs modernes d'Alaska et de Sibérie.

L'évolution, qui semble donc avoir débuté relativement tard dans le tertiaire s'est effectuée du Nord au Sud et la lignée, par captures successives, s'est diversifiée en Asie, en Europe, en Afrique, en Amérique chez des animaux beaucoup plus anciens que les Muroidea, tels que les Chiroptères, les Primates, les Carnivores, etc...

Cependant, nous venons de découvrir en Colombie, chez un Marsupial, un nouveau genre de Rictulaire morphologiquement plus primitif que ceux qui étaient connus précédemment.

L'Amérique du Sud ayant été entièrement insulaire dès le début du tertiaire, nous devons admettre que l'évolution des Rictulaires a débuté beaucoup plus tôt qu'il n'était admis, dès le Crétacé, et il paraît vraisemblable que la contamination des Muroidea s'est faite à partir de Rictulaires ayant évolué pendant tout le début du tertiaire chez des Marsupiaux néarctiques actuellement éteints.

En conclusion, l'analyse du spectre d'hôtes paraît être un instrument de grande valeur pour tenter de comprendre l'évolution et les causes de la répartition actuelle des Nématodes, à condition qu'elle soit effectuée *a posteriori* sur des données morphologiques très précises.

Le point faible de cette méthode est qu'il est souvent facile de fournir plusieurs hypothèses rendant compte des faits observés. Cependant, les progrès réalisés dans les études sur la morphologie et la répartition des parasites eux-mêmes, sur la paléontologie des hôtes et sur leur biogéographie, restreignent peu à peu les possibilités envisageables et on peut admettre qu'une hypothèse fausse fait mieux progresser nos connaissances que l'absence de toute hypothèse.

BIBLIOGRAPHIE

Chabaud (A. G.) *in* Grassé (P. P.), 1965. — *Traité de Zoologie*, 4 (fasc. 2 et 3) : 1-1497, Paris, Masson édit.

Durette-Desset (M. C.), 1971. — Essai de classification des Nématodes Heligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, n. sér., sér. A, Zool., *69* : 126 pp.

Durette-Desset (M.-C.) et Chabaud (A. G.), 1977. — Essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *52* (5) : 539-558.

Source : MNHN, Paris

Inglis (W. G.), 1967. — The evolution, host relationships and classification of the Nematode superfamily Heterakoidea. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*) *zoology, 15* (1) : 1-28.

Landau (I), Miltgen (F.) et Chabaud (A. G.), 1976. — Les différents types de gamétocytes chez les Hémosporidies des Mammifères. Corrélations avec la morphologie des schizontes tissulaires. Hypothèses sur l'évolution du groupe. *Ann. Parasit. hum. comp., 51* (1) : 175-187.

Quentin (J. C.), 1971. — Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'Helminthes de Rongeurs Muroidea. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasitol., 9* (2) : 103-176.

Source : MNHN, Paris

SPÉCIFICITÉ ET ÉVOLUTION PARALLÈLE HÔTES-PARASITES CHEZ LES MYOBIIDAE (ACARI)

PAR

A. FAIN

INTRODUCTION

Les Acariens parasites sont très répandus chez tous les Vertébrés, excepté cependant chez les Poissons où ils sont absents. C'est chez les Oiseaux et les Mammifères que ce parasitisme se manifeste avec le plus de fréquence et de diversité. L'extraordinaire pouvoir d'adaptation des Acariens, dû probablement à leur petite taille, leur permet d'occuper les niches parasitaires les plus variées et souvent les plus inattendues. Aucun autre groupe d'Arthropodes parasites ne présente une diversité aussi grande d'habitats. Ajoutons encore que les Acariens constituent un des rares groupes d'animaux qui renferment à la fois des formes libres, des ectoparasites et des endoparasites. Les chances de pouvoir retrouver des lignées phylogénétiques complètes et progressives sont donc très grandes. Des conditions aussi favorables ne se retrouvent chez aucun autre groupe de parasites et elles font des Acariens parasites des témoins privilégiés dans l'étude des grands phénomènes de la vie parasitaire, et en particulier en ce qui concerne la spécificité, l'adaptation et l'évolution hôtes-parasites (Fain, 1965, 1977).

ÉVOLUTION ET DÉTERMINATION DE L'ANCIENNETÉ CHEZ LES ACARIENS PARASITES

Avant de parler de spécificité et d'évolution parallèle hôte-parasite je voudrais rappeler quelques notions importantes concernant l'évolution chez les Acariens parasites.

L'étude de nombreux Acariens parasites m'a convaincu que l'évolution phylogénétique de ces groupes s'effectuait toujours dans le sens régressif, et cela contrairement à la loi générale de l'évolution qui tend vers la complexification des structures. Cette régression intéresse tous les organes externes de l'Acarien.

Il est probable que les organes internes et les protéines de l'Acarien ne participent pas à cette régression. A côté de ces caractères régressifs, on observe aussi chez certains parasites l'apparition de phénomènes constructifs. Ces derniers ne sont rien d'autre que des adaptations à certaines fonctions en rapport avec la vie parasitaire, c'est-à-dire des spécialisations. C'est la fonction d'attache à l'hôte, particulièrement importante pour certains ectoparasites comme les pilicoles, qui a engendré les structures les plus spectaculaires (Fain, 1969).

Le mécanisme de cette évolution régressive est inconnu, mais je pense que les réactions immunitaires de l'hôte y jouent un rôle important (Fain, 1977 et 1979).

Source : MNHN, Paris

La régression observée chez les Acariens parasites au cours de leur évolution est très progressive. On peut donc, en se basant sur leur degré respectif de régression, déterminer l'ancienneté relative des différents genres ou espèces d'acariens parasites d'un groupe déterminé. C'est à partir de ces données que l'on pourra établir s'il existe une évolution parallèle entre certains groupes de parasites et leurs hôtes. Les Myobiidae se prêtent particulièrement bien à une telle étude. Ces parasites se rencontrent chez les Marsupiaux, les Insectivores, les Chiroptères et les Rongeurs. A l'exception d'un genre (*Xenomyobia*), ils se fixent tous aux poils de leurs hôtes au moyen de leur première paire de pattes. La forme de cette patte permet de distinguer trois grands groupes parmi les Myobiidae. Dans un premier groupe, le plus primitif, la patte I est normalement développée et se termine par une paire de griffes. Ce type de pattes est celui qui se rapproche le plus des formes ancestrales et il est donc le plus primitif. Ce groupe comprend tous les genres et espèces connus chez les Marsupiaux ainsi que les deux genres les plus primitifs vivant sur les Insectivores. Dans le deuxième groupe, les segments apicaux de la patte I sont réduits et le tibia et le tarse sont plus ou moins complètement fusionnés. Les griffes apicales sont présentes ou non. Ce groupe est plus évolué que le précédent. Il englobe tous les genres et espèces vivant sur les Insectivores, excepté les deux genres qui font partie du groupe I, et tous les genres et espèces parasites des Chauves-souris. Dans le troisième groupe, la patte I est fortement réduite et les trois articles apicaux sont fusionnés. Les griffes sont toujours absentes. Ce groupe est le plus évolué des trois. Il est spécialisé pour les Rongeurs. On constate donc qu'à chaque groupe d'hôtes correspond un type déterminé de patte I chez l'Acarien, excepté cependant pour les Chiroptères et les Insectivores qui sont réunis dans un même groupe. D'autre part, le degré d'évolution de cette patte correspond parfaitement au degré d'évolution des hôtes respectifs. Les Myobiidae nous fournissent donc un bon exemple d'évolution parallèle. La forme de la patte I permet de distinguer trois groupes chez ces parasites, mais elle ne donne pas d'indication sur le degré d'évolution des différents genres de parasites au sein de chaque groupe. Pour obtenir ces précisions, on devra recourir à d'autres caractères, et en particulier le degré de réduction des griffes des pattes II à IV et de la chaetotaxie. Il semble que la patte I n'ait plus évolué notablement depuis l'époque où se sont formés les divers ordres d'hôtes. Ce caractère est donc probablement aussi ancien que ceux-ci (Fain, 1976).

SPÉCIFICITÉ ET ÉVOLUTION PARALLÈLE HÔTE-PARASITE

Tous les groupes d'Acariens parasites ne se prêtent pas aussi bien que les Myobiidae à l'étude de l'évolution parallèle hôte-parasite. Seuls, les groupes très spécifiques conviennent à une telle étude ; or, pour que la spécificité puisse s'installer et devenir très stricte, il faut que le parasite soit permanent. A cet égard, les Acariens pilicoles comme les Myobiidae et les Listrophoroidea présentent une spécificité particulièrement grande. La spécialisation pilicole semble particulièrement favorable au développement de la spécificité, probablement à cause de la forme très spécialisée des organes d'attache qui empêche l'Acarien de s'attacher aux poils d'autres hôtes. Un autre groupe de parasites pilicoles dont la spécificité est bien connue est celui des Poux. Chez les groupes d'Acariens semi-permanents qui quittent leur hôte à certains moments, comme les Tiques et la plupart des Mesostigmates, la spécificité est généralement très peu marquée.

Étudions maintenant la spécificité des Myobiidae et pour certains genres l'évolution parallèle dans les ordres d'hôtes qu'ils parasitent.

Marsupiaux

La famille Myobiidae comprend trois sous-familles. Deux de celles-ci, les Arcbemyobiinae et les Xenomyobiinae, sont inféodées aux Marsupiaux américains, la troisième, celle des Myobiinae, est formée de deux tribus : Australomyobiini spécialisée pour les Marsupiaux australiens et les Myobiini

Source : MNHN, Paris

qui comprennent tous les genres et espèces vivant sur les Mammifères placentaires (Fain, 1978 ; Fain & Lukoschus, 1979).

Les espèces parasitant les Marsupiaux sont les plus primitives de la famille. Leur spécificité est très stricte.

1. Les Archemyobiinae sont formés du seul genre *Archemyobia*, divisé en 3 sous-genres. Les sous-genres *Archemyobia* s.str. et *Nearchemyobia* comptent ensemble 7 espèces toutes parasites de Didelphidae. Le sous-genre *Dromiciamyobia* compte une espèce vivant sur *Dromiciops* (Microbiotheriidae).

2. Les Xenomyobiinae comptent seulement un genre et une espèce *Xenomyobia hirsuta*, vivant sur *Lestoros inca* (Caenolestidae). Ce genre présente des caractères uniques pour la famille. La patte I est normale et ne porte pas d'organes d'attache. La fixation aux poils de l'hôte s'effectue au moyen des pattes III et IV dont les griffes sont modifiées. A côté du caractère très primitif de la patte I, on note des caractères de spécialisation (p. ex. hypertrichie ventrale et déplacement antérieur du pénis). La modification préhensile des pattes III et IV est un caractère qui est observé aussi chez un genre très primitif (*Nectogalobia*) vivant sur un Insectivore de Chine (*Nectogale*), mais chez ce dernier la patte I porte des organes d'attache comme chez tous les autres genres de Myobiidae.

3. La tribu Australomyobiini comprend deux genres voisins, l'un *Australomyobia*, qui compte trois espèces vivant sur des Dasyuridae (genres *Antechinus*, *Phascogale* et *Dasycercus*), l'autre *Acrobatobia* monotypique vivant sur *Acrobates pygmaeus* (lam. Burramyidae).

Les quatre genres parasites des Marsupiaux peuvent être divisés en 3 groupes d'après la structure de l'organe de préhension, et donc le mode d'attache aux poils de l'hôte.

Dans le genre *Archemyobia*, les pattes I présentent une gouttière chitineuse sur leur face interne qui permet de maintenir le poil de l'hôte. Le rapprochement des deux pattes assure la fixation du poil. Ce mode de fixation n'existe que dans le genre *Archemyobia*.

Dans le genre *Xenomyobia*, la patte I est dépourvue d'organe d'attache, ce qui est unique pour la famille Myobiidae. La préhension du poil de l'hôte s'effectue au moyen des pattes III et IV qui sont modifiées.

Dans les genres *Australomyobia* et *Acrobatobia*, la préhension du poil de l'hôte s'effectue unilatéralement par l'une des pattes I, le poil étant pincé entre deux apophyses situées l'une sur le genou, l'autre sur le fémur. Les pattes III et IV sont normales et n'interviennent pas dans la préhension. Ce mode d'attache est semblable à celui qui est réalisé chez tous les Myobiidae vivant sur les Mammifères placentaires.

On peut donc en conclure que les deux genres australiens diffèrent nettement des deux genres américains par la structure de la patte I et le mode d'attache à l'hôte. Ils sont par contre proches de certains genres parasitant les Insectivores. Les genres « australiens » pourraient provenir d'une forme ancestrale d'*Archemyobia* à organe pilicole encore peu spécialisé.

Insectivores

Les 15 genres et les 56 espèces de Myobiidae connus chez les Insectivores lont tous partie de la sous-famille des Myobiinae. La spécificité est très stricte, en effet, chacun de ces genres est endémique pour une sous-lamille donnée d'Insectivores à l'exception du seul genre *Eadiea* qui est représenté chez plusieurs sous-lamilles des Talpidae (2 espèces chez les Desmaninae, 2 chez les Scalopinae, 1 chez les Talpinae et 1 chez les Condylurinae) (Fain & Lukoschus, 1976).

Aucune espèce de Myobiidae n'a été signalée chez les Chrysochloridae, les Erinaceidae, les Solenodontidae et les Tupaiidae. Les Tupaiidae étaient rangés jusqu'ici dans les Insectivores, mais Corbet et Hill (1980) viennent de créer pour cette lamille l'ordre des Scandentia.

Les Soricidae sont parasités par 7 genres et 29 espèces. Gureev (1971) a divisé les Soricinae en 4 tribus : Soricini, Crocidurini, Blarinini et Anourosoricini. On connaît 9 espèces de Myobiidae chez

Source : MNHN, Paris

les Soricini, 11 chez les Blarinini, 8 chez les Crocidurini et 1 chez les Anourosoricini. Tous ces genres sont endémiques pour une tribu d'hôte, excepté 2 genres : le premier est *Protomyobia*, dont 5 espèces vivent des Soricini (*Sorex* spp.), 4 sur des Blarinini et 1 sur des représentants des 2 tribus. Le second genre est *Amorphacarus* dont 4 espèces vivent sur des Soricini (*Sorex* spp.) et 3 sur des Blarinini (*Neoyms* et *Episoricalus*).

Les Talpidae hébergent 2 genres et 9 espèces : le genre *Eadiea* avec 6 espèces est représenté chez les 4 sous-familles des Talpidae (voir ci-dessus) ; le genre *Eutalpacarus* avec 3 espèces, chacune endémique sur un genre différent de Scalopinae.

Les Tenrecidae comptent 5 genres et 15 espèces. Les 2 espèces du genre *Afromyobia* vivent l'une sur *Potamogale*, l'autre sur *Micropotamogale* (Potamogalinae). Les 4 autres genres comptent 13 espèces qui sont toutes endémiques sur des Oryzorietinae de Madagascar, chacune étant endémique pour un genre d'hôte. Le genre *Microgalobia* comprend 9 espèces dont 6 vivent sur le genre *Microgale*, 2 sur *Nesogale* et 1 sur *Geogale*. Les 3 autres genres sont monotypiqyes : *Limnogalobia* vit sur un *Limnogale*, *Oryzorictobia* vit sur un *Oryzorictes* ; le troisième genre *Madamyobia* renferme 2 espèces dont l'une parasite 5 espèces différentes de *Microgale* et l'autre vit sur un *Limnogale*.

Les Macroscelididae comptent un seul genre, *Elephantulobia*, avec 3 espèces parasitant chacune une espèce différente d'*Elephantulus*.

Les 2 genres les plus primitifs de Myobiidae rencontrés chez les Insectivores sont *Nectogalobia*, avec son unique espèce vivant sur *Nectogale sinensis*, et *Protomyobia* avec 8 espèces vivant sur des Soricini et des Blarinini. Toutes ces espèces primitives sont confinées dans la Région Holarctique comme leurs hôtes. Un troisième genre *Eadiea*, plus évolué, se rencontre sur les Talpidae, également holarctiques.

Tous les autres genres sont encore plus évolués que *Eadiea*. Les 6 genres centroafricains ou malgaches parasites des Tenrecidae et des Macroscelididae forment un groupe assez homogène qui est distinctement plus évolué que les genres précédents Assez paradoxalement, le genre le plus évolué, *Blarinobia*, avec 2 espèces, est endémique sur les Blarinini nord-américains.

Chiroptères

Les Chiroptères sont parasités par 179 espèces de Myobiidae réparties dans 21 genres, tous endémiques pour ces hôtes. Ce parasitisme est très inégalement réparti entre les 2 grands sous-ordres des Chiroptères.

Les Megachiroptères hébergent 3 genres dont 2 endémiques, *Binuncus* et *Pteropimyobia*, et un troisième *Ugandobia*, qui est représenté aussi chez les Microchiroptères. Le genre *Binuncus*, composé de 9 espèces peu spécialisées, est endémique pour 5 genres de Pteropodinae. Le genre *Pteropimyobia* compte 3 espèces nettement plus spécialisées vivant respectivement sur les genres *Nyctimene* (Nyctimeninae), *Macroglossus* et *Syconycteris* (Macroglossinae). Le genre *Ugandobia* est représenté par 1 espèce vivant sur *Balionycteris* (Megachiroptères) et par 9 espèces vivant sur des Emballonuridae (Microchiroptères). Il est possible que sa présence sur un Megachiroptère soit accidentelle.

Les 13 espèces connues chez les Megachiroptères sont toutes endémiques pour 1 genre d'hôte, excepté pour 1 espèce qui vit sur 2 genres d'hôtes très voisins. Signalons aussi que les 2 espèces qui vivent sur *Cynopterus*, *Megaerops* et *Balionycteris* sont plus primitives que celles qui vivent sur *Pteropus*, ce qui confirme l'hypothèse que ce dernier genre serait plus évolué que les précédents.

Les Microchiroptères hébergent 166 espèces de Myobiidae réparties dans 19 genres. Tous ces genres sont endémiques pour le sous-ordre, excepté *Ugandobia* qui est également rencontré chez un Megachiroptère.

La spécificité est très stricte à l'échelle de l'espèce et, dans la grande majorité des cas, chaque espèce ne parasite qu'une genre d'hôte.

Passons rapidement en revue la spécificité dans les familles de Microchiroptères.

Les Emballonuridae de l'Ancien Monde hébergent le genre de *Ugandobia* avec 9 espèces vivant sur *Taphozous*, *Emballonura* et *Coleura*, alors que ceux du Nouveau Monde hébergent *Expletobia* avec

Source : MNHN, Paris

2 espèces endémiques vivant sur *Saccopteryx* et *Rhynchonycteris*. Toutes ces espèces sont endémiques, chacune pour une espèce d'hôte. Le genre *Ugandobia* est encore représenté par 2 autres espèces dont une vit sur un Megachiroptère, l'autre sur un Hipposideridae, mais ces espèces ont été décrites d'après des spécimens uniques récoltés sur du matériel de musée, ce qui suggère que leur présence sur ces hôtes était probablement accidentelle.

Rhinolophus, l'unique genre représentant les Rhinolophidae, héberge 2 genres endémiques, *Neomyobia* avec 11 espèces et *Rhinomyobia* avec 1 espèce. Il héberge encore un troisième genre, *Calcarmyobia*, dont 1 espèce vit sur *Rhinolophus* et 2 espèces sur *Miniopterus*.

Les Hipposideridae hébergent 4 genres endémiques : le genre *Hipposidérobia* compte 5 espèces vivant sur *Hipposideros*, 1 espèce vivant sur *Cloeotis*, 1 sur *Aselliscus*, 1 sur *Asellia* et 1 sur *Rhinonycteris*. Le genre *Metabinuncus* comprend 7 espèces endémiques pour le genre *Hipposideros* ; ce genre est le moins spécialisé des quatre et il est très proche du genre *Binuncus* qui vit sur des Megachiroptères. Les 2 autres genres monotypiques *Binunculoides* et *Triaenomyobia* vivent respectivement sur *Hipposideros* et sur *Triaenops*.

L'unique genre *Nycteris* connu dans la famille Nycteridae est parasité par 1 genre et 1 espèce endémique, *Nycterimyobia nycteris*. On a aussi décrit sur cet hôte 1 espèce du genre *Ewingano*, mais sa présence était probablement accidentelle Aucun Myobiidae n'est connu des Megadermatidae.

Les familles Phyllostomatidae, Desmodontidae et Mormoopidae hébergent ensemble 25 espèces du genre endémique *Eudusbabekia*. Parmi celles-ci, 23 parasitent chacune 1 genre d'hôte. Les Phyllostomatidae, hôtes de Myohiidae, font partie des Phyllostomatinae, Glossophaginae, Carolliinae, Sturnirinae, Phyllonycterinae et Stenoderminae. La présence de ce genre chez ces 3 familles d'hôtes suggère qu'il existe entre elles une étroite parenté, ce que certains auteurs contestent. Un deuxième genre, *Phyllostomyobia* (= ? *Ioanella*), avec 3 espèces n'a été rencontré que chez les 3 genres de Phyllostomatinae (*Mimon*, *Chrotopterus* et *Macrotus*) et chez un genre de Glossophaginae (*Leptonycteris*). La présence de 2 griffes aux pattes II à IV chez ce genre suggère qu'il est plus primitif que *Eudusbabekia* qui ne possède plus qu'une seule griffe à ces pattes, cependant chez ce dernier la chaetotaxie est d'un type plus primitif. Nous pensons cependant que le caractère des griffes est plus important, ce qui donnerait une ancienneté plus grande à *Phyllostomyobia*.

La famille Vespertilionidae héberge 3 genres dont 2 très primitifs, *Acanthophthirius* et *Pteracarus*, et un troisième genre plus évolué, *Calcarmyobia*. Le genre *Acanthophthirius* est endémique. Il compte 46 espèces qui vivent sur 17 genres de Vespertilionidae. Toutes ces espèces sont endémiques pour un genre d'hôte, excepté 2 espèces qui parasitent chacune 2 genres différents. Le genre *Pteracarus* compte 19 espèces dont 18 vivent sur 12 genres de Vespertilionidae et 1 vit sur une Thyropteridae. La grande majorité de ces espèces sont endémiques pour un genre d'hôtes. Le genre *Calcarmyobia* compte 3 espèces dont 2 vivent sur *Miniopterus* et 1 sur *Rhinolophus*.

Il existe encore 3 familles de Microchiroptères d'affinités incertaines et qui sont plus ou moins intermédiaires entre les Vespertilionidae et les Molossidae. Cette position intermédiaire est confirmée par leurs Myobiidae. La première est la famille des Thyropteridae dont le genre *Thyroptera* héberge 1 espèce du genre *Pteracarus*, et le genre endémique et monotypique *Thyromyobia* qui est proche d'*Acanthophthirius* ; ces parasites sont donc très proches de ceux des Vespertilionidae.

La deuxième famille est celle des Furipteridae dont le genre *Amorphochilus* héberge une espèce du genre *Ewingana* ; or celui-ci, en dehors de cette espèce compte encore 17 autres espèces parasites de Molossidae. La troisième famille est celle des Mystacinidae dont le genre *Mystacina* héberge le genre monotypique et endémique *Mystacobia*.

La famille des Molossidae héberge 2 genres, l'un *Schizomyobia* avec 1 espèce vivant sur un *Tadarida* africain, l'autre *Ewingana* qui est représenté par 17 espèces vivant chacune sur un genre de Molossidae. Parmi celles-ci, 7 vivent sur des *Tadarida* de l'Ancien Monde, 6 sur ce même genre du Nouveau Monde, 2 sur des *Molossus* néotropicaux et 2 sur *Cheiromeles*. Ce genre comprend encore 2 espèces dont l'une vit sur un *Amorphochilus* (Furipteridae) et l'autre sur un *Nycteris*, mais dans ce dernier cas, il s'agissait probablement d'une contamination accidentelle.

Je voudrais maintenant, avant d'étudier les parasites des Rongeurs, faire une remarque sur un point important concernant l'ancienneté des genres qui vivent sur les 2 sous-ordres de Chiroptères.

Source : MNHN, Paris

Les 2 genres les plus primitifs vivant sur les Chiroptères sont *Acanthophthirius* et *Pteracarus*, or ce sont des genres qui vivent sur les Vespertilionidae. Les Myobiidae ne semblent donc pas avoir pris naissance chez les Megachiroptères comme on aurait pu s'y attendre, mais chez les Vespertilionidae. Cette situation semble être propre aux Myobiidae, car chez d'autres groupes d'Acariens comme les Sarcoptidae et les Mesostigmates parasites de Chiroptères, c'est l'inverse et ce sont les Megachiroptères qui hébergent les formes les plus primitives.

L'origine des Myobiidae de Chiroptères est probablement à rechercher chez les Insectivores. De ces derniers, ils seraient passés sur les Chiroptères à une époque où la division du groupe avait déjà commencé.

Une situation apparemment similaire existe pour les genres de Myobiidae parasites des Insectivores. Nous avons vu que tous les genres qui vivent sur des hôtes aussi primitifs que les Tenrecidae et les Macroscelididae sont plus évolués que la plupart des genres qui parasitent les Soricidae et les Talpidae de la Région Holarctique. Je ne m'explique pas cette anomalie.

Rongeurs

Les Rongeurs sont parasités par 89 espèces de Myobiidae. Elles sont rangées dans 6 genres dont 5 sont endémiques pour une famille de Rongeurs, le sixième (*Radfordia*) a été divisé en 11 sous-genres. Parmi ceux-ci, il y en a 3 que je considère actuellement comme des genres. C'est le cas de *Cryptomyobia* qui parasite les Bathyergidae de *Lavoimyobia* qui vit sur les Heteromyidae et d'*Austromyobia* qui vit sur les Gerbillidae, les Dendromyinae et les Dipodidae. Les 8 sous-genres restants vivent sur des Gliridae, Microtidae, Cricetidae et Muridae.

La corrélation entre le degré d'évolution des hôtes et celui des parasites est particulièrement bien marquée chez ce groupe de Myobiidae (Fain, 1976, Fain et Lukoschus, 1977).

Les 2 genres les plus primitifs sont *Proradfordia* dont les 2 espèces vivent sur des Echimyidae (Hystricomorphes néotropicaux) et *Idiurobia* qui vit sur un Anomaluridae du genre *Idiurus*.

Les Bathyergidae sont parasités par le genre monotypique *Cryptomyobia* qui vit sur *Cryptomys*. Ce genre est plus évolué que les 2 genres précédents.

Le genre *Austromyobia* renferme 9 espèces dont 6 vivent sur des Gerbillidae (genres *Gerbillus*, *Tatera*, *Pachyuromys*, *Desmodillus*, *Psammomys*), 2 vivent sur des Dipodidae (genres *Jaculus* et *Allactaga*) et 2 vivent sur des Muridae du genre *Dendromus*. La présence du sous-genre *Austromyobia* chez *Dendromus* montre que ce Rongeur a plus d'affinités avec les Gerbillidae qu'avec les Muridae. Les 13 espèces du genre *Austromyobia* forment un groupe très homogène dont le degré d'évoluton se situe entre celui de *Cryptomyobia* et celui des genres *Radfordia* et *Myobia*.

Les Gliridae et les Zapodidae ne sont parasités que par le genre *Radfordia*, sous-genre *Graphiurobia* (4 espèces chez les Gliridae et 1 espèce chez les Zapodidae), ce qui suggère l'existence d'affinités entre ces deux familles. Cette hypothèse est renforcée par la découverte chez ces familles d'un autre genre endémique d'Acariens, le genre *Gliricoptes* (Myocoptidae) représenté par 7 espèces chez les Gliridae et 2 espèces chez les Zapodidae (Fain, 1976).

C'est chez les Microtidae, les Cricetidae et les Muridae autres que le genre *Dendromus*, que l'on rencontre les genres ou sous-genres les plus évolués de la famille. Les Microtidae (Ancien et Nouveau Monde) sont parasités exclusivement par le sous-genre *Microtimyobia* (8 espèces). Les Cricetidae du Nouveau Monde (Hesperomyinae) hébergent 7 espèces du sous-genre *Radfordia* et 1 espèce du sous-genre *Microtimyobia*, alors que les Cricetidae de l'Ancien Monde hégberent 2 espèces du sous-genre *Microtimyobia*. Les Murinae hébergent non seulement de nombreuses espèces du sous-genre *Radfordia* mais aussi toutes les espèces (au nombre de 12) du genre *Myobia* qui est le plus évolué de la famille.

Il est prohable que les Myobiidae des Rongeurs dérivent des formes plus primitives vivant sur les Chiroptères et particulièrement du genre *Pteracarus*, très répandu chez les Vespertilionidae.

Source : MNHN, Paris

MÉCANISME DE L'ÉVOLUTION RÉGRESSIVE CHEZ LES PARASITES

Tout parasite est formé d'un complexe d'antigènes. Le contact répété de ces antigènes avec les tissus de l'hôte doit finir par provoquer chez celui-ci une réaction immunologique tendant à détruire et à rejeter le parasite.

Pour échapper à cette réaction de rejet, le parasite dispose de plusieurs moyens. Nous savons actuellement qu'il est capable de modifier la structure de ses protéines afin de les rendre moins antigéniques pour l'hôte. Certains parasites comme les Schistosomes peuvent se camoufler en s'entourant de protéines de leur hôte. Le parasite dispose encore d'un troisième moyen pour se dérober aux anticorps de l'hôte, c'est celui qui consiste à diminuer la surface de son corps en réduisant ou en supprimant ses structures externes. Il devient ainsi moins antigénique et en même temps offre moins de prise aux anticorps de l'hôte.

On ignore de quelle façon les réactions immunitaires de l'hôte influencent l'évolution du parasite, mais on peut penser que c'est en augmentant la pression de sélection sur le parasite, l'obligeant à sélectionner toujours la forme la plus régressée.

C'est chez les parasites qui vivent sur les bôtes les plus évolués que la régression est la plus marquée, ce qui s'accorde très bien avec le fait que ce sont aussi ces hôtes qui possèdent les systèmes immunitaires les plus perfectionnés.

Notons aussi que la régression des structures est plus marquée chez les parasites tissulaires plus intimement en contact avec les anticorps de l'hôte que chez ceux qui vivent dans le tube digestif ou les voies respiratoires ou encore sur la peau.

La régression des structures en rapport avec le parasitisme est particulièrement nette chez certaines familles d'Acariens comme les Myobiidae, mais elle existe très probablement aussi dans tous les autres groupes de parasites. Je pense donc qu'elle devrait être recherchée systématiquement, car elle seule peut nous fournir des caractères objectifs et valables dans la recherche de l'ancienneté d'un parasite.

CONCLUSIONS

Les Myobiidae sont des parasites très spécifiques qui peuvent nous fournir d'utiles indications sur le degré de parenté existant entre certains hôtes. Chez ces parasites, la régression des organes externes au cours de l'évolution a été très progressive et ce caratère peut donc être utilisé pour déterminer le degré d'ancienneté de leurs hôtes.

La corrélation entre l'évolution des Myobiidae et celle de leurs hôtes est bien marquée à l'échelle des genres, mais elle est parfois moins nette ou même absente lorsqu'on considère tout un groupe d'hôtes. C'est ainsi que dans l'ordre des Insectivores, les familles Tenrecidae et Macroscelididae hébergent plusieurs genres qui sont tous plus évolués que la plupart des genres vivant sur les Soricidae. Une autre exception concerne les Chiroptères où ce ne sont pas les Megachiroptères qui hébergent les genres les plus évolués mais les Microchiroptères de la famille Vespertilionidae. L'infestation des Megachiroptères a pu se réaliser par le genre *Metabinuncus*, peu spécialisé et endémique sur les Hipposideridae et qui est morphologiquement très proche du genre *Binuncus* vivant sur les Megachiroptères.

Il faut donc admettre qu'au moins certains groupes d'hôtes primitifs ont reçu leurs Myobiidae d'hôtes plus évolués. Cette remarque est valable aussi pour d'autres familles d'Acariens.

Un autre point que je voudrais souligner est la difficulté qu'il y a parfois de déterminer le degré d'ancienneté de certains genres de Myobiidae. Cette difficulté résulte du fait que les divers organes (pattes I, griffes tarsales II à IV, chaetotaxie) n'ont pas régressé de façon uniforme au cours de l'évo-

Source : MNHN, Paris

lution. Un bon exemple est celui du genre *Gundimyobia*, parasite de *Ctenodactylus gundi*, qui présente une chaetotaxie très primitive alors que les griffes II à IV sont fortement régressées. Il est très difficile, dans de tels cas, de se faire une idée globale du degré de régression du parasite.

BIBLIOGRAPHIE

Corbet, G. B. & Hill, J. E., 1970. — A World List of Mammalian Species. British Museum (Nat. Hist.), pp. 1-226.

Fain, A., 1965. — Quelques aspects de l'endoparasitisme par les acariens. *Ann. Parasitol.* 40 (3) : 317-327.

Fain, A., 1969. — Adaptation to parasitism in Mites. 2nd International Congress of Acarology in Sutton Bonington (England), 19-25 July 1967. *Acarologia* 3 (XI) : 429-449.

Fain, A., 1976a. — Ancienneté et spécificité des acariens parasites. Évolution parallèle. Hôtes-Parasites. *Acarologia* XVII (3) : 369-374.

Fain, A., 1976b. — Les Acariens parasites des chauves-souris, biologie, rôle pathogène, spécificité, évolution parallèle parasites-hôtes. *Ann. Spéléol.*, 31 : 3-25.

Fain, A., 1977. — Observations sur la spécificité des Acariens de la famille Myobiidae. Corrélation entre l'évolution des parasites et de leurs hôtes. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 52 (3) : 339-351.

Fain, A., 1978. — Mites of the family Myobiidae (Acarina : Prostigmata) from mammals in the collection of the British Museum (Natural History). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 33 (3) : 193-229.

Fain, A., 1979. — Specificity, adaptation and parallel host-parasite evolution in acarines, especially Myobiidae, with a tentative explanation for the regressive evolution caused by the immunological reactions of the host. Proc. 5th Int. Congr. Acar. U.S.A., 1978. Recent Advances in Acarology vol. II : 321-328.

Fain, A. & Lukoschus, F., 1976. — Observations sur les Myobiidae parasites d'insectivores avec description de taxa nouveaux. *Acta Zoologica Path. Antverp.*, 66 : 121-188.

Fain, A. & Lukoschus, F., 1977. — Nouvelles observations sur les Myobiidae parasites de rongeurs (Acarina : Prostigmates). *Acta Zool. Path. Antverp.*, 69 : 11-98.

Fain, A. & Lukoschus, F., 1979. — Parasites of Western Australia. VIII. Myobiidae parasitic on marsupials (Acari : Prostigmata). *Rec. West. Aust. Mus.*, 7 (3) : 287-299.

Gureev, A. A., 1971. — Semleroiki Fauny Mira. Isd. Nauk. Leningrad, 253 pp.

Lavocat, R., 1973. — Histoire des Mammifères, n° 28, pp. 1-190. Édition du Seuil, Paris.

DISCUSSION

Mas-Coma. — Vous avez abordé une question intéressante en Mammalogie, en ce qui concerne les Soricidae. Il y a aujourd'hui des spécialistes qui admettent 2 sous-familles (Soricinae et Crocidurinae) et d'autres qui ne les acceptent pas. Nos études sur les Cestodes de Soricidae nous ont montré que, dans ce groupe de parasites très spécifiques, on trouve des différences claires et significatives entre les Soricinae et les Crocidurinae. J'ai vu dans votre communication qu'il y a 2 genres de Myobiidae (*Protomyobia* et *Amorphacarus*) qui manquent chez les Crocidurinae. Croyez-vous que ces absences sont significatives pour admettre la séparation entre Soricinae et Crocidurinae ?

Fain. — Oui, je le pense. J'ajoute qu'un nouveau sous-genre a été découvert chez les Crocidurinae.

Combes. — A côté des idées classiques sur la manière dont les parasites s'accommodent des mécanismes immunitaires de leurs hôtes (communautés antigéniques, adsorption d'antigènes d'hôtes, lectures d'ARN d'hôtes, variants antigéniques, immuno-suppression), le Dr. Fain nous propose une nouvelle hypothèse : celle-ci implique une immuno-sélection allant dans le sens d'une simplification de la forme des para-

Source : MNHN, Paris

sites, c'est-à-dire d'une réduction de sa surface de contact avec l'hôte : peut-on concilier cette idée avec le fait que le contact avec le système lymphocytaire est très limité dans le cas des ectoparasites ?

Fain. — Certains acariens endoparasites sont très en contact avec l'hôte, par exemple ceux des fosses nasales.

Sur la peau, les ectoparasites sont en contact avec l'hôte par les sécrétions de celui-ci.

On observe chez certains ectoparasites une perte des poils d'autant plus marquée que leur contact avec la peau est important.

Les Acariens purement plumicoles sont moins sujets à la régression.

Cette réduction de surface s'observe certainement chez d'autres endoparasites.

Chabaud. — Oui. Un des plus beaux exemples est celui des femelles de Nématodes Tétramères qui vivent dans une glande du proventricule des Oiseaux. Le corps de la femelle forme une spire, puis les bords de la spire se soudent, et l'ensemble finit par constituer une sphère.

Euzet. — Peut-on établir une évolution basée sur les organes d'attachement quand on ne connaît pas le substrat ?

Les poils des différents hôtes sont-ils connus ?

Fain. — En règle générale, la phylogénie ne doit pas porter sur un organe de spécialisation, comme le sont les organes d'attachement, mais cela est possible chez les Myoniidae parce qu'ils sont très anciens.

Aellen. — En réponse à la question de M. Euzet, je signale que les poils des différents ordres de Mammifères porteurs de Myobiidae sont très différents et se reconnaissent facilement. Ceux des Chiroptères, en particulier, sont très spécialisés.

N'y a-t-il pas de Myobiidae chez les Tupaiidés ?

Fain. — Non.

Aellen. — C'est dommage, parce que l'on connaît maintenant 2 genres de Nématodes parasites à la fois des Chiroptères et des Tupaiidae ; cela est très important, car c'est un indice de parenté, alors que l'on ne sait encore rien, en paléontologie, de l'origine réelle des Chiroptères.

Ce que nous dit M. Fain à propos de Myobiidés parasites de Mégachiroptères, déjà assez évolués, correspond à la tendance actuelle : l'ordre des Chiroptères serait d'origine monophylétique, et les Mégachiroptères ne seraient pas les plus primitifs.

Hoffstetter. — La concordance entre les radiations des Myobiidae et celle de leurs hôtes est remarquable.

Parmi les Marsupiaux américains, se placent, à part des Didelphidae, les Caenolestidae attaqués par une sous-famille particulière, les Xenomyobiinae, et le Microbiotheriinae *Dromiciops*, attaqué par un sous-genre spécial *Dromicimyobia* du genre *Archemyobia*, parasite de Didelphidae.

Cela cadre parfaitement avec la classification courante.

Il faut noter cependant que des travaux récents remettent en question les rangs respectifs de ces taxons ; la séparation Didelphidae — Microbiotheriidae pourrait remonter à l'Éocène inférieur (Marshall et coll.), d'où élévation de ces derniers au rang familial. Par ailleurs, Pascual et Herrera (Congrès Tucuman 1944) envisagent une séparation tardive (après celle des Polydolopidae) entre Didelphidae et Caenolestidae, ce qui s'oppose à leur attribution à 2 ordres ou sous-ordres distincts. L'étude des parasites peut apporter des arguments dans de telles discussions.

Les Myobiidae des Marsupiaux australiens, un peu plus évolués que ceux des Didelphidae sud-américains, ne s'opposent pas à une dérivation Didelphidae — Dasyuridae, généralement adoptée. Ces derniers auraient atteint, par parallélisme, un stade évolutif comparable à celui des Insectivores laurasiatiques.

Y a-t-il une dérivation possible des Myobiinae de Marsupiaux sud-américains à partir de ceux des Marsupiaux australiens ?

Fain. — Oui, à partir de formes plus anciennes que les actuelles.

Hoffstetter. — Est-ce que la biochimie a été utilisée pour recouper la phylogénie ?

Fain. — Non.

Vaucher. — Les Myobiinae parasites de *Neomys* présentent-ils, comme c'est le cas pour les Cestodes, des particularités ?

Fain. — Pas spécialement.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

EVOLUTION OF THE STRONGYLOID NEMATODES OF AUSTRALIAN MARSUPIALS

BY

I. BEVERIDGE

There has been a major radiation of members of the nematode order Strongyloidea within the Australian phalangeroid marsupials of the families Macropodidae and Vombatidae, that is the herbivorous kangaroos, wallabies and wombats, with 25 described genera according to a recent classification of the order proposed by Lichtenfels (1980) as well as many undescribed genera (unpublished observations). The strongyloid genera occurring in marsupials have been relatively little studied taxonomically and their phylogeny has consequently been somewhat ignored. This paper therefore proposes a phylogeny of the strongyloid nematodes of marsupials and compares the hypothesis developed with what is known of the phylogeny of the hosts. It concludes that the nematode radiation has been as diverse as that of the hosts and that there are several remarkable examples of convergence in the nematodes, a phenomenon which has been well documented in the hosts.

1. — PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF THE NEMATODES

The uncertainity of the systematics of these nematodes in the past has made phylogenetic inference difficult. In a major revision of the entire Strongyloidea, Lichtenfels (1980) has provided a workable taxonomic system and has identified characters which are of use in inferring phylogeny. The key features he identified in the ovejector type and the form of branching of the dorsal ray provide the basis for the hypothesis developed below.

The first argument upon which the current hypothesis is based is that all the strongyloid nematodes of marsupials are more closely related to one another than they are to the nematodes of eutherians.

Lichtenfels (1980) by contrast distributed the various genera of nematodes among the subfamilies Cloacininae and Chabertiinae of the family Chabertiidae, and the Phascolostrongylinae and Strongylinae of the family Strongylidae thereby mixing them with nematodes of eutheria and having to postulate a polyphyletic origin for them.

By contrast, it can be argued (though the argument is not developed in detail here) that on the basis of a whole series of male genital characters (bursa, spicules, accessory organs) and cephalic characters, that all are very closely related one to the other and deserve to be grouped within a single taxon. Such a grouping overcomes the exceptions noted by Lichtenfels (1980) to the otherwise close correlation between ovejector type and branching of dorsal ray. Placing emphasis primarily on the ovejector type as he did splits the marsupial strongyloids into several taxa ; emphasising the dorsal ray type and other buccal characters as argued here unites them into a single group.

Lineages within the marsupial strongyloids are identified on the basis of the ovejector type as proposed by Lichtenfels (1980) ; the Type I or Y-shaped ovejector (as defined by Lichtenfels (1980)) is considered "ancestral" along with the presence of a dorsal groove and the externo-dorsal rays

Source : MNHN, Paris

arising from the dorsal ray. All genera of the Cloacininae (Fig. 1) are considered " derived " as they have a Type II or J-shaped ovejector, lack a dorsal groove and have the externo-dorsal rays arising close the to lateral rays. Such an argument leads to the arrangement of taxa as shown in Fig. 1. It requires the assumption that the Type II ovejector evolved independently in two nematode groups.

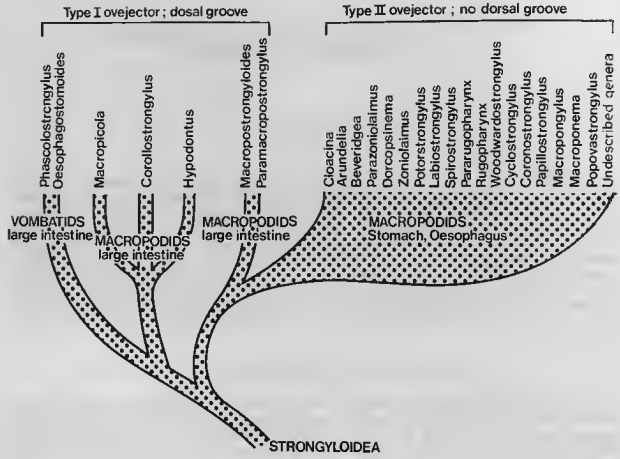


Fig. 1. — Dendrogram of possible phyletic relationships of the Strongyloidea of marsupials.

Two genera are of particular interest. In species of *Macropostrongyloides* and *Paramacropostrongylus*, the buccal capsules are reduced compared with other closely related macropodid inhabitating forms classed as ancestral on the basis of ovejector type and are almost cylindrical, as in genera of the Cloacininae, except that a dorsal gutter is present. The ovejector in some species is a modified Type I, and almost resembles a Type II. They are therefore placed intermediate between the typically " ancestral " genera and the " derived " Cloacininae.

2. — Site in Host

All the so-called " ancestral " genera of nematodes occur in the large intestine of their hosts ; *Œsophagostomoides* and *Phascolostrongylus* occur in the colon of wombats ; *Macropicola*, *Hypodontus* and *Corollostrongylus* in the caecum, colon and terminal ileum of macropodids ; 3 species of *Macropostrongyloides* and 1 species of *Paramacropostrongylus* occur in the caecum ; one species of *Macropostrongyloides* and one species of *Paramacropostrongylus* occur in the stomach. As in morphology,

Source : MNHN, Paris

these last two genera occupy an intermediate position between the " ancestral " and " derived " groups of genera as they occur in the two major sites. No marsupial strongyloids occur in the upper small intestine. The 25 genera of Cloacininea occur exclusively in the stomach and œsophagus of the host.

3. — Host Ranges and Specificity

Not all of the major groups of Australian marsupials have strongyloid parasites. None occur in the carnivorous or omnivorous dasyurids and peramelids ; all are restricted to the herbivorous Phalangeroidea. Within the Phalangeroidea, strongyloids are absent from the arboreal phalangerids, and occur only in the browsing/grazing vombatids and macropodids.

The " ancestral " genera *Phascolostrongylus* and *Œsophagostomoides* occur exclusively in the colon of wombats, which probably originated in the Eocene (38-55 myrs ago) (Fig. 2). The other " ancestral " genera, (*Macropicola*, *Corollostrongylus*, *Hypodontus*) occur in macropodids and are each represented by a single species, a situation which can best be explained as a series of relicts from an ancient radiation. Each genus differs strikingly from the others, yet each has a subglobular, deviated buccal capsule, a characteristic Y-shaped dorsal groove and Type 1 ovejector indicating obviously close affinities. *Corollostrongylus* occurs only in *Hypsiprymnodon moschatus*, the single member of the rat-kangaroo sub-family Hypsiprymnodontinae, and the most primitive extant macropodid. *Macropicola* occurs in a very recent host, *Macropus fuliginosus*, but only in a very restricted part of the host's range, again suggesting a relict status. *Hypodontus* is widespread but occurs in both primitive and recent macropodids.

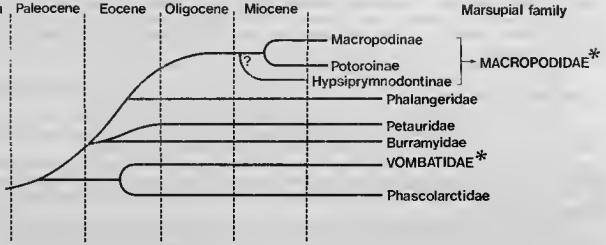


Fig. 2. — Dendrogram of phyletic relationships of the phalangeroid marsupials modified from Stirton *et al.*, 1968 and Kirsch, 1977. Asterisks indicate the marsupial families in which strongyloid nematodes occur.

The 18 genera of the Cloacininae occur in the stomach or œsophagus of marsupials belonging to the family Macropodidae. With the exception of a single genus (*Potorostrongylus*), all genera occur in members of the subfamily Macropodinae which contains the most recently evolved kangaroos and wallabies. Thus, in general nematodes presumed to be ancestral often occur in more primitive hosts ; " derived " nematodes occur exclusively in recent hosts.

The radiation of the Cloacininae within the Macropodinae is striking and includes forms inhabiting both the stomach and the œsophagus. Diversity in structure, particularly in the cephalic anatomy occurs along with large numbers of nematodes and large numbers of species occurring in individual host animals. The stomachs of the larger macrocopodines may contain up to 300,000

Source : MNHN, Paris

nematodes (Beveridge and Arundel, 1979) and the nematode population may consist of up to 6 genera, with up to 10 species of a single nematode genus in an individual host. Two genera, *Cyclostrongylus* and *Spirostrongylus* have invaded the œsophagus of certain species of wallaby and occur coiled around the numerous villi of the papillated œsophagus of the host. Because this distinctive œsophageal morphology occurs in a limited number of macropodine species (*Macropus agilis, M. rufogriseus, M. dorsalis, M. eugenii, M. parryi, M. parma, Wallabia bicolor*) the genera *Cyclostrongylus* and *Spirostrongylus* are limited to these hosts, each host having its own specific parasite. The hosts, with the exception of *W. bicolor* have been placed in a separate subgenus *Priotemnus* by Bartholamai (1975) on morphological grounds and serological evidence supporting this arrangement has been provided by Richardson and McDermid (1978). However, the parasites indicate a close relationship between *Wallabia* and *Priotemnus* which is not shown serologically but which was argued by Sanson (1978) based on dental morphology and function.

By contrast, members of the more primitive rat kangaroo family the Potoroinae (*Potorous, Bettongia, Æpyprymnus*) are either devoid of gastric nematodes or are parasitised by only a single species (genus *Potorostrongylus* with 2 described species). It can be shown that these species have evolved from more primitive members of the Cloacininae and have presumably invaded the Potoroinae from the Macropodinae.

4. — Evolution of the Strongyloid nematodes

The hypothesis put forward therefore is that the ancestors of the strongyloid nematodes of phalangeroids were inhabitants of the large intestines of their hosts. Their browsing hosts (e.g. wombats, *Hypsiprymnodon*) are monogastric, and the pH in the stomach is therefore low.

The primitive nematodes occurred in organs where fermentative digestion occurred and the pH of the content was high. There were ancient radiations of these nematodes presumably at the time of host radiations, with the subsequent extinction of many of the hosts and their nematodes. Major marsupial extinctions seem to have occurred in the Pleistocene (Ride, 1971).

By this means a series of related yet morphologically diverse nematodes (*Œsophagostomoides, Phascolostrongylus, Hypodontus, Macropicola, Corollostrongylus*) may have evolved.

With the subsequent evolution of the Macropodinae which includes both grazers and browsers a large, highly sacculated fermentative stomach with contents at a high pH developed and therefore opened up new niches which were invaded initially by caecal inhabiting nematodes.

The initial invaders were probably species like *Macropostrongyloides* and *Paramacropostrongylus* which show morphological features somewhat intermediate between the ancestral and derived nematodes and occur in both the caecum and the stomach of macropodids. They then gave rise to the modern cloacinids.

The rapid speciation of the hosts assisted in the enormous diversification now seen in the stomach inhabiting nematodes. For some reason, the Potorinae, with lesser development of the sacculated stomach were by-passed and have only recently been re-invaded by parasites which evolved in the Macropodinae.

5. — Conclusion

The proposed phylogeny of the nematodes (Fig. 1) therefore fits quite well with that of the hosts (Fig. 2). With minor exceptions the genera occurring in vombatids are different to those in macropodids ; supposed " ancestral " nematodes occur in known " primitive " or relict hosts ; the taxonomic division between the Potoroinae and the Macropodinae is equally clear in the nematode fauna, the latter subfamily having 18 genera of nematodes, the former a single genus.

The Australian marsupials are frequently cited as examples of radiation and convergence in evolution. Remarkable convergences are also apparent in the nematode parasites :

Source : MNHN, Paris

1. the Cloacininae are convergent with the Cyathostominae (strongyles of Perissodactyla) and until recently (Lichtenfels, 1980) were classified with them.
2. *Hypodontus* shows remarkable convergence with the hook-worm sub-family Nectorinae but is in fact a strongyloid.
3. *Œsophagostomoides* and *Phascolostrongylus* show convergence with the Œsophagostominae, in which they were formerly classified.
4. *Corollostrongylus* is superficially similar to the genus *Custorstrongylus*, a parasite of beavers in North America.
5. *Cyclostrongylus*, *Spirostrongylus* have developed attachment mechanisms similar to certain trichostrongyloids.

The presence of the Strongyloidea in two of the more recently evolved (diprotodont) marsupial families, and not in the more primitive polyprotodont families, together with the fact that the diprotodont families evolved after the separation of the Australian continent from Antarctica suggests that the herbivorous marsupials acquired these parasites from other animals already present in Australia. Genera of the Strongyloidea occur in mammals, with the exception of *Syngamus* in birds, two genera in tortoises and three genera in ratite birds. The last mentioned association is interesting since ratites are known to be primitive, have a Gondwanaland distribution and occur in Australia. Furthermore, the genera in ratites, particularly *Codiostomum* in ostriches, are similar in many respects to the ancestral strongyloid genera in Australian marsupials. It may be therefore that we should look for the precursors of the Australian strongyloids in the large intestines of Australians ratites.

The conclusions presented here indicate that superficial comparisons between the strongyloids of marsupials and eutherians may require re-assessment. There is no need to believe, as Cameron (1964) did, that the kangaroos were in contact with primitive ungulates in Africa, probably during the Pleistocene. Rather, the kangaroos evolved in Australia wall after its separation from the other continents and the isolation and radiation of nematodes within the Australian fauna has now produced forms that are convergent with but phylogenetically distinct from strongyloids in ungulates.

REFERENCES

Bartholomai, A., 1975. — The genus *Macropus* Shaw (Marsupialia : Macropodidae) in the upper Cainozoic deposits of Queensland. *Mem. Qd. Mus. 17* : 195-235.

Beveridge, I., Arundel, J. H., 1979. — Helminth parasites of grey kangaroos, *Macropus giganteus* Shaw and *M. fuliginosus* (Desmarest) in eastern Australia. *Aust. Wildl. Res. 6* : 69-77.

Cameron, T. W. M., 1964. — Host specificity and the Evolution of Helminthic Parasites. *Advances in Parasitology. 2* : 1-34.

Kirsch, J. A. W., 1977. — The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. *Australian Journal of Zoology Suppl. 52.*

Lichtenfels, J. R., 1980. — Keys to genera of the Superfamily Strongyloidea. No. 7. CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England.

Richardson, B. J., McDermid, E. M., 1978. — A comparison of genetic relationships within the Macropodidae as determined from allozyme, cytological and immunological data. *Aust. Mammal. 2* : 43-51.

Ride, W. D. L., 1971. — On the fossil evidence of the evolution of the Macropodidae. *Aust. Zool. 16* : 6-14.

Sanson, G. D., 1978. — The evolution and significance of mastication in the Macropodidae. *Aust. Mammal. 2* : 23-28.

Stirton, R. A., Tedford, R. A., Woodbourne, M. O., 1968. — Australian Tertiary deposits containing terrestrial mammals. *Univ. California. Publ. Geol. Sci. 77* : 1-30.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

ANDERSON. — What are the implications of your remarks for the modern classification of the Strongyloidea proposed by Dr. Lichtenfels ?

BEVERIDGE. — First of all, I am quite unstinting in my praise for the Lichtenfels key. It seems to me that for the first time one can make some sense of the Strongyloidea, and particularly the relationships of the Australian Strongyloidea. It is in fact the classification of Lichtenfels which stimulated the present attempt at a hypothesis for the origins of the Strongyles of Marsupials. Having said that, if the hypothesis presented above is correct, thence the classification of Lichtenfels requires modification. At present however, it is only a hypothesis which needs to be tested further before it is incorporated into a classification. These are yet many genera to describe and tribes to revise, and I think this must be done before the higher classification is constructed. In brief, I think that improvements can be made to Lichtenfels classification, but it is too early at present.

SCHAD. — Are the sacculations of the stomach of kangaroos constant in number and identifiable from one individual to another, in a given species ? If so, how are the numerous species of Strongyles distributed in these divisions of the stomach ? And, finally, if the taxonomy is sufficiently definitive, what can be said about interspecific competition ?

BEVERIDGE. — The sacculations are constant within a species, but differences between species are marked, ranging from the simple monogastric stomach in *Hypsiprymnodon*, to the tubular, partially sacculated stomach of the Potoroinae, and then the complex sacculated stomachs of the Macropodinae. Work on the distribution of Strongyles in the stomach thus far has been very superficial, but enough has been done to show that certain genera occur principally in one or other region of the stomach. The most interesting genus is definitely *Cloacina* where up to 12 species of the same genus may occur in the stomach of a single animal. However many of the species of the genus are undescribed, and at present work on interspecific competition would be very difficult indeed.

CHABAUD. — Je suis d'accord avec Mr Beveridge pour son hypothèse sur l'origine des Strongles australiens à partir des Strongles de Ratites.

Mais le genre *Sauricola* chez les tortues n'offre-t-il pas une autre possibilité ?

BEVERIDGE. — Il n'y a pas de tortues terrestres en Australie.

LAVOCAT. — Peut-être sont-elles éteintes ?

BEVERIDGE. — C'est tout à fait possible.

FAIN. — A propos du polyparasitisme par un même genre, nous avons trouvé chez *Potorous* 21 espèces d'un même sous-genre. Pourquoi spécialement chez cet hôte ? *Potorous* est-il un fossile vivant ?

BEVERIDGE. — Non, il existe à la fois en Tasmanie et aussi sur le continent.

LAVOCAT. — Avez-vous réellement affaire à des espèces différentes ?

FAIN. — Oui, certainement.

SCHAD. — Actually, the co-occurrence of numerous closely related species of Nematodes in individuals of a host species occurs quite often. For example, in the large intestine of herbivorous tortoises, in the large intestine of the horse, etc... It is frequently associated with voluminous habitats specialized for cellulose digestion where there are diverse micro-organisms upon which Nematodes can feed differentially.

CHABAUD. — Ce problème est un des nouveaux sujets intéressants de la parasitologie. Depuis les travaux de Schad et de Petter sur les Oxyures du colon des Tortues, le phénomène du polyparasitisme par des espèces congénériques a été observé même chez des animaux dépourvus d'un gros intestin. Si le temps nous en offre la possibilité, il faudra revenir sur ces problèmes le dernier jour du Colloque.

Source : MNHN, Paris

RELATIONS HÔTES-PARASITES CHEZ LES TRICHOSTRONGYLOIDES

PAR

M.-C. DURETTE-DESSET

Parmi les Nématodes parasites de Vertébrés, les Trichostrongyloidea offrent de nombreux avantages pour des études systématiques et phylétiques :

1) Un très grand nombre de genres et d'espèces existent dans le monde entier et parasitent tous les Vertébrés terrestres.

2) Sous une unilormité apparente, leur morphologie est riche (synlophe, tête, bourse caudale du mâle, appareil génital de la femelle...).

3) On connaît leurs ancêtres libres, les Rhabditides, ce qui, joint au phénomène de récapitulation ontogénique, permet de savoir dans quel sens va leur évolution.

Tous ces facteurs permettent d'établir de bonnes sériations morphologiques, qui fournissent une base solide pour préciser les rapports hôtes-parasites.

Enfin, les Trichostrongyloidea apparaissent comme un groupe d'évolution relativement récente, car, si les formes archaïques peuvent être datées de la fin du Secondaire, l'expansion de la super-famille a eu lieu tout au long du Tertiaire et même au Quaternaire, lorsqu'elle a colonisé les Mammifères.

En nous appuyant sur les bases morphologiques, nous avons cherché à reconstituer l'évolution des Trichostrongyloidea et leur filiation respective, et nous avons pu constater que chaque lignée est non seulement caractéristique de certains groupes d'hôtes, mais aussi de régions biogéographiques bien déterminées.

Dans un premier chapitre, nous allons analyser différentes lignées parasitaires, chacune étant prise comme exemple d'un facteur dont nous voudrions souligner l'importance dans les interactions hôtes-parasites.

Dans un second chapitre, à partir de ces données, nous essayerons de combiner ces différents facteurs pour indiquer comment nous concevons l'évolution hôtes-parasites chez les Trichostrongyloidea.

I. — ANALYSE DE QUELQUES LIGNÉES

1. *Les Herpetostrongylinae* (fig. 1)

Excepté deux genres parasites de Reptiles (Varans en Inde et en Malaisie, Varans et Pythons en Australie), l'évolution de la sous-famille s'est faite chez les Marsupiaux australiens. Les parasites les plus primitifs se trouvent chez les Marsupiaux les plus primitifs, les Dasyuroidea, les parasites les plus évolués chez les Marsupiaux les plus évolués, les Phalangeroidea et, en particulier, les Macropodidae. (Les Perameloidea ne sont pas parasités par les Herpetostrongylinae. La seule espèce connue chez eux est un parasite de Dasyure).

Source : MNHN, Paris

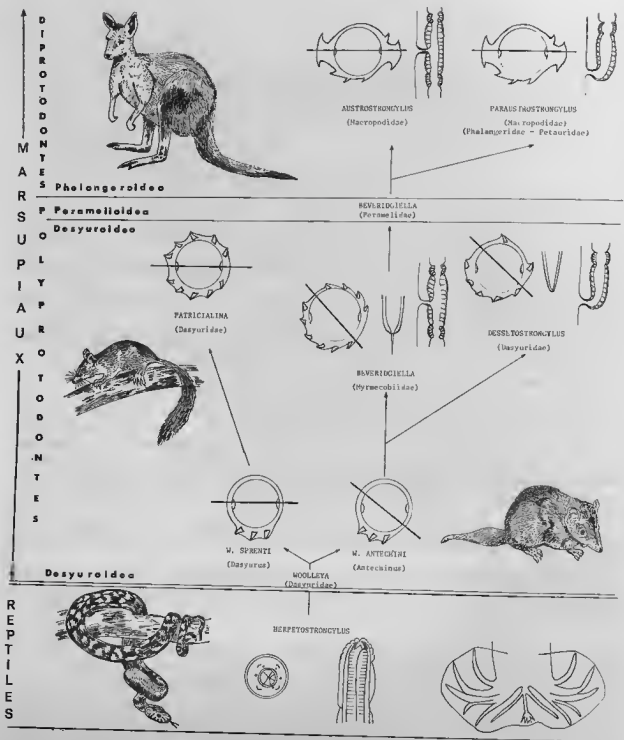


FIG. 1. — Les Herpetostrongylinae.

Source : MNHN, Paris

L'évolution de la sous-famille a donc suivi celle des Marsupiaux australiens et a dû s'effectuer dans la seconde moitié du Tertiaire. Mais son origine reste une énigme. En effet, les caractères morphologiques ne nous permettent pas de trancher entre un passage des Reptiles aux Marsupiaux, puis évolution chez ces derniers, ou, au contraire, une capture par les Reptiles des parasites de Marsupiaux.

DANS UNE RÉGION GÉOGRAPHIQUE ISOLÉE, UNE LIGNÉE PARASITAIRE PEUT ÉVOLUER PARALLÈLEMENT A L'ÉVOLUTION DE LA LIGNÉE D'HÔTES.

2. *Les Molineinae* (fig. 2)

Cette sous-famille se rencontre à la fois chez les Batraciens-Reptiles et chez les Mammifères. L'analyse morphologique montre que les Molineinae de Mammifères dérivent directement de ceux de Batraciens-Reptiles.

Le spectre d'hôtes des Mammifères est largement diversifié : Carnivores, Tubulidentés, Insectivores Tenrecoïdea, Pholidotes, Chiroptères du Vieux Monde, Tupaïdae, Primates, et quelques Sciuridés du Vieux Monde.

A l'exclusion des Vertébrés d'Amérique du Sud et d'Australie, on y trouve donc presque tous les Vertébrés terrestres anciens (le passage Créodontes-Carnivores s'étant fait progressivement). D'après Chabaud, un hôte « ancien » est un animal actuel peu différent des fossiles qui existaient à une ère géologique ancienne.

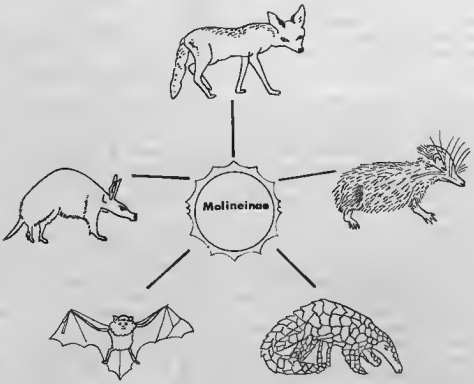


FIG. 2. — Les Molineinae.

Les Molineinae apparaissent donc caractéristiques du début du Tertiaire, date à laquelle les lignées d'hôtes dont nous avons parlé plus haut, étaient déjà en place.

UNE LIGNÉE PARASITAIRE PEUT CONTAMINER UN TRÈS LARGE SPECTRE D'HÔTES N'AYANT PAS FORCÉMENT D'AFFINITÉS ZOOLOGIQUES ENTRE EUX, MAIS ÉTANT APPARUS A LA MÊME ÉPOQUE GÉOLOGIQUE.

Source : MNHN, Paris

LORSQUE LES HÔTES RESTENT STABLES, LES NÉMATODES N'ÉVOLUENT PLUS QUE PAR DE FAIBLES SPÉCIATIONS, CE QUI, DANS CE CAS, PERMET DE CONDISÉRER UN NÉMATODE ACTUEL COMME UNE « RELIQUE » VIVANTE ET DE LA DATER.

3. *Les Trichostrongylidae* (fig. 3)

Sur des bases morphologiques, la famille a été divisée en 3 groupes. Chaque groupe est constitué de 2 sous-familles séparées par leur niveau évolutif.

Les trois sous-familles les plus évoluées sont parasites de Ruminants (Bovidés-Cervidés). Elles ne dérivent pas de parasites de Ruminants primitifs, mais de sous-familles qui ont pris naissance soit chez des Oiseaux Ratites, soit chez des Mammifères anciens, mais qui sont toutes trois également parasites de Lagomorphes.

UNE LIGNÉE PARASITAIRE PEUT S'ÉTABLIR CHEZ DES HÔTES N'AYANT PAS D'AFFINITÉS ZOOLOGIQUES ENTRE EUX, MAIS AYANT LE MÊME RÉGIME ALIMENTAIRE (HERBIVORES STRICTS PAR EXEMPLE).

4. *Les Heligmonellidae* (fig. 4)

Cette famille semble avoir pris naissance vers l'Éocène dans l'Ancien Monde, chez les Insectivores Talpoidea.

La sous-famille la plus primitive, les Heligmonellinae, se rencontre chez les Hystricognathes, c'est-à-dire les Rongeurs Phiomorphes africains et les Rongeurs Caviomorphes du Nouveau Monde. Dans l'Ancien Monde, elle parasite également les Lagomorphes.

Il faut donc admettre un passage au cours du Tertiaire des Rongeurs africains en Amérique du Sud.

Alors que, dans l'Ancien Monde, les Heligmonellinae donnent naissance aux Brevistriatinae parasites de Sciuridés, Hystricidés et Gliridés, dans le Nouveau Monde, les Heligmonellinae donnent naissance aux Pudicinae parasites de certaines familles de Caviomorphes, puis des Sciuridés qui se contaminent à leur tour, lorsqu'ils arrivent en Amérique du Sud à la fin du Tertiaire.

Curieusement, la dernière sous-famille, les Nippostrongylinae, est morphologiquement moins évoluée que les deux précédentes. Elle semble avoir pris naissance directement à partir des Heligmonellinae, à une époque relativement récente (Miocène), ce qui correspond à l'explosion des Muridés, nés en Asie du Sud-Est.

Il faut donc admettre que, pendant une bonne partie de l'Oligocène, qui correspond à la diversification des Cricétodontes, les Heligmonellidae étaient en repos évolutif.

La réussite évolutive de cette sous-famille est remarquable. Elle a conquis la plupart des Rongeurs Phiomorphes, qu'ils soient apparus avant les Muridés, comme les Cricétidés et les Gerbillidés, ou qu'ils soient apparus postérieurement, comme les Arvicolidés.

Chaque grande région biogéographique a reçu un rameau évolutif, mais le plus intéressant nous paraît être celui qui a conquis le Nouveau Monde.

Au Miocène supérieur, les Muridés se répandent dans la région paléarctique.

Les Nippostrongylinae contaminent les Arvicolidés (genre *Boreostrongylus*) et passent avec eux en Amérique du Nord par le détroit de Behring.

Au contact des Cricétidés néarctiques, le genre *Boreostrongylus* évolue en *Hassalstrongylus*, puis en *Stilestrongylus*. Ce dernier genre passe en Amérique du Sud au Pliocène Supérieur avec les Cricétidés, lors de l'émersion de l'Isthme de Panama.

Alors que les espèces paléarctiques étaient en nombre restreint, on assiste à une explosion considérable des espèces chez les Cricétidés néotropicaux.

APRÈS UNE PÉRIODE DE REPOS, UNE LIGNÉE PARASITAIRE EST CAPABLE DE CONQUÉRIR DE NOUVEAUX HÔTES, QUELLE QUE SOIT LEUR PÉRIODE D'APPARITION, POURVU QU'ILS SE TROU-

Source : MNHN, Paris

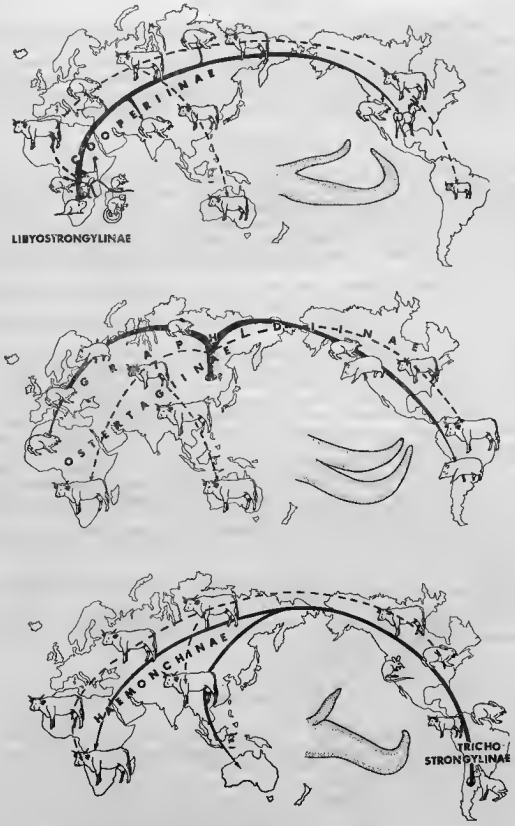


FIG. 3. — Les Trichostrongylidae (d'après Durette-Desset et Chabaud, 1977).
Les Trichostrongylidae

Source : MNHN, Paris

VENT EUX-MÊMES EN PÉRIODE D'EXTENSION (EXPLOSION DES CRICÉTIDÉS LORS DU PASSAGE EN AMÉRIQUE DU SUD).

LE DEGRÉ D'ÉVOLUTION D'UN NÉMATODE PARASITE NE DONNE PAS OBLIGATOIREMENT DE PRÉCISIONS SUR SA DATE D'APPARITION. LES NIPPOSTRONGYLINAE (2e POUSSÉE ÉVOLUTIVE A PARTIR DES HELIGMONELLINAE) N'ATTEIGNENT PAS LE NIVEAU D'ÉVOLUTION DES EREVISTRIATINAE — PUDICINAE (1e POUSSÉE ÉVOLUTIVE A PARTIR DES HELIGMONELLINAE).

5. *Les Heligmosomidae* (fig. 5)

Les formes les plus primitives de la famille se rencontrent chez les Insectivores Soricidés, ce qui fait remonter l'origine de la famille à l'Éocène environ. Nous ne connaissons pas de formes plus anciennes. Il est cependant intéressant de remarquer que le synlohpe (élément morphologique très important dans l'évolution des Trichostrongyloidea) est le même que celui rencontré chez les formes les plus primitives des parasites de Marsupiaux sud-américains et australiens.

L'évolution de la famille se poursuit chez les Lagomorphes paléarctiques et les Sciuridés néarctiques.

A la fin du Pliocène, la famille (genres *Heligmosomum* et *Heligmosomoides*) passe chez les Arvicolidae lors de la différenciation de ces derniers.

D'un point de vue parasitologique, il serait intéressant d'admettre que l'origine des Arvicolidae peut être située en Europe Centrale.

Dans cette hypothèse, les Nématodes auraient évolué au fur et à mesure des migrations des Arvicolidés et seraient passés avec eux en Amérique du Nord — par le détroit de Behring —. En effet, on constate que plus un Arvicolidae est éloigné du centre de la région paléarctique, plus les spicules du Nématode s'allongent et plus le nombre de crêtes cuticulaires augmente.

Les Arvicolidae apparaissent donc comme les bôtes fondamentaux des genres *Heligmosomum* et *Heligmosomoides*. Il existe cependant quelques parasites de capture que l'on rencontre chez divers Rongeurs en Europe Centrale.

Un de ces parasites de capture, *Heligmosomoides polygyrus* (= *Nematodiroides dubius*), que l'on trouve chez le Mulot et la Souris domestique en Europe, nous paraît particulièrement intéressant.

En effet, dans la région néarctique, en plus des *Heligmosomoides* d'origine paléarctique, on trouve deux sous-espèces d'*Heligmosomoides polygyrus*.

L'analyse morphologique indique qu'une première subspéciation existe chez la Souris domestique américaine et que, à partir de celle-ci, une deuxième subspéciation a eu lieu chez des Rongeurs sauvages américains.

L'espèce n'a pu être introduite que par bateau, avec la Souris domestique, et elle a, en l'espace de trois siècles, subi deux fortes subspéciations successives.

LES TRICHOSTRONGYLOIDEA SONT ENCORE, À L'ÉPOQUE ACTUELLE, POUR CERTAINES LIGNÉES, EN ACTIVITÉ ÉVOLUTIVE.

II. — Conclusions

D'après les données qui précèdent, un phénomène rencontré avec une extrême fréquence, et qui nous semble avoir une importance essentielle, est le phénomène de capture : une espèce adaptée à un hôte déterminé est très souvent capable de passer sur un hôte de nature zoologique bien différente, mais elle subit alors un isolement et une spéciation d'intensité plus ou moins grande.

Ce phénomène de capture (changement d'hôte, accompagné de spéciation) peut être un événement mineur (le genre *Stilestrongylus* est caractéristique des Arvicolidés et des Cricétidés, mais une espèce se trouve chez un Échimyidé), mais peut également constituer un évènement majeur d'évolution (*Boreostrongylus*, parasite de Muridés, s'adapte aux Arvicolidés nord-américains et va donner nais-

Source : MNHN, Paris

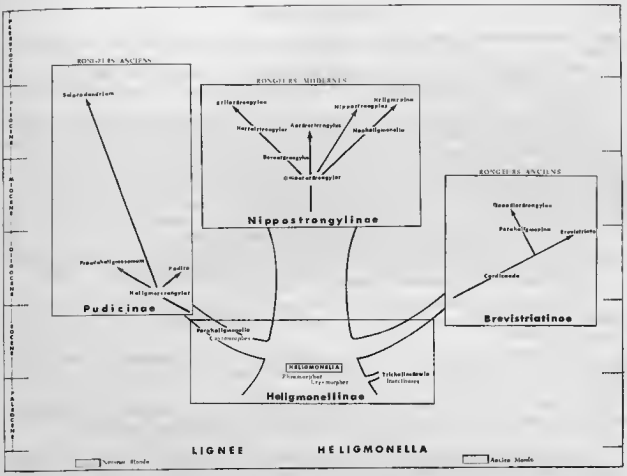


Fig. 4. — Les Heligmonellidae (d'après Durette-Desset, 1971).

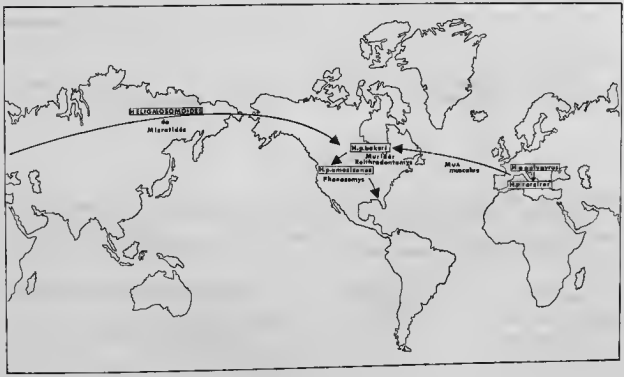


Fig. 5. — Les Heligmosomidae (d'après Durette-Desset, Kinsella et Forrester, 1972).

Source : MNHN, Paris

sance à une série évolutive puissante chez ces animaux, puis chez les Cricétidés dans tout le Nouveau Monde).

Sauf exception il n'y a pas, dans nos groupes, d'évolution parallèle entre l'hôte et le parasite. Les parasites chez un hôte déterminé ne dérivent pas obligatoirement des parasites de l'ancêtre de cet hôte.

Nous avons, en accord avec A. G. Chabaud et d'autres collègues du laboratoire, toujours été frappés par le fait qu'un groupe parasitaire semble caractéristique d'une époque géologique bien déterminée. Par exemple, les Insectivores et les Marsupiaux, qui sont les premiers Mammifères apparus avant le Tertiaire, ont des parasites qui se ressemblent étonamment et qu'on ne retrouve pas chez d'autres animaux, sauf parfois les Carnivores. Mais on sait que le passage Créodontes — Carnivores a été progressif, la limite entre les deux groupes étant artificielle ; il peut donc être légitime de considérer ces animaux comme très anciens. Les Ruminants actuels, au contraire, ne ressemblent pas à leurs ancêtres et n'hébergent jamais de Trichostrongyloïdes primitifs.

D'autres Trichostrongyloïdes sont caractéristiques des animaux apparus au Miocène, par exemple, et ne se trouvent pas chez les animaux apparus avant ou après cette période.

Nous avons donc été amenés à formuler les hypothèses suivantes :

a) L'expansion et la diversification d'un groupe parasitaire s'effectuent au moment où il dispose de niches libres, c'est-à-dire, dans les faits, au moment où un groupe d'hôtes explose ou conquiert de nouveaux territoires.

b) La diversification des hôtes est une condition nécessaire pour permettre la diversification des parasites, mais elle n'est pas toujours suffisante si elle se produit à une époque où la lignée parasitaire est en repos évolutif.

c) Quand un parasite est adapté à un hôte, il n'évolue plus, ou seulement par des spéciations banales et de faible amplitude au fur et à mesure qu'il y a isolement dans les populations.

Le fait que nous puissions obtenir une image cohérente de l'évolution des Trichostrongyloïdes, fondée sur des données purement morphologiques et coïncidant avec ce que l'on connaît sur l'évolution et la biogéographie des hôtes, nous paraît être une bonne confirmation de ces hypothèses.

Les notions classiques d'évolution parallèle entre l'hôte et le parasite ont été établies surtout par l'étude de groupes d'évolution très ancienne (Cestodes, Protozoaires), où l'évolution des hôtes est vue de suffisamment loin pour qu'elle puisse coïncider avec la succession des périodes géologiques.

Dans le cas des Trichostrongyloidea, parasites plus plastiques, les phénomènes de capture revêtent une importance fondamentale et l'évolution reste en pleine activité, non seulement pendant toute la durée du Tertiaire, mais encore au Quaternaire.

La date d'apparition des hôtes, les périodes où ils conquièrent de nouveaux continents peuvent donc être beaucoup mieux précisées et les relations hôte-parasite apparaissent plus clairement.

BIBLIOGRAPHIE

Durette-Desset, M.-C., 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélation avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, nlle sér., sér. A, Zool., *49* : 126 p.

Durette-Desset, M.-C., J. M. Kinsella et D. J. Forrester, 1972. — Arguments en faveur de la double origine des Nématodes néarctiques du genre *Heligmosomoides* Hall., 1916. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, *47* (3) : 365-382.

Durette-Desset, M.-C. et A. G. Chabaud, 1977. — Essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, *52* (5) : 539-558.

Durette-Desset, M.-C. et A. G. Chabaud, 1981. — Sur les Molineinae de Mammifères. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, sous presse.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

Sprent. — I understand that Mme Durette-Desset does not known whether the most ancient host of *Herpetostrongylus* was a mammal or a reptile. Can the Herpetologists inform us about the time of arrival of the Varanids and Pythons in Australia because this may have some bearing on this question.

Hoffstetter. — Nous avons très peu de renseignements sur ces groupes en Paléontologie : Les 1ers Pythons connus en Asie sont du Miocène. Aucun fossile n'est connu en Australie ; les plus anciens Varanidae sont nord-américains ; en Europe, on les trouve au début du tertiaire, puis les vrais Varanidae se rencontrent en Afrique au Miocène, mais viennent sûrement d'ailleurs ; à ce moment, on n'en trouve plus en Amérique du Nord.

Lavocat. — On ne sait rien sur les Mammifères australiens avant l'Oligocène.

Durette-Desset. — L'Herpetostrongylinae morphologiquement le plus primitif, actuellement connu, est parasite d'un Python australien.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SPECIFICITY AND EVOLUTION OF THE ANOPLOCEPHALATE CESTODES OF MARSUPIALS

BY

I. BEVERIDGE

By far the most prominent group of cestodes occurring in marsupials are the anoplocephalates, being represented by 8 genera and numerous species. By contrast, there is only one known dilepid, 3 known hymenolepidid species, 3 davaineids and 2 taeniids. Furthermore, because the anoplocephalates occur in both the Australian and South American marsupials they provide an interesting subject for phylogenetic analysis. In the present analysis, the Anoplocephalata is considered to have two distinct families, the Linstowiidae and the Anoplocepbalidae. Discussion of the latter family is limited to the sub-family Anoplocephalinae *sensu* Spasskii (1951).

1. — THE LINSTOWIIDS

The type genus *Linstowia* is one of the few parasite genera known to occur in both the South American and Australian marsupials. The type species, *L. echidnae*, occurs in the monotreme *Tachyglossus aculeatus* in Australia, but another species, *L. semoni*, occurs in bandicoots (*Perameles*, *Isoodon*) of the family Peramelidae and in the native cats (*Dasyurus*) of the family Dasyuridae. In addition, a third undescribed species of *Linstowia* occurs in *Isoodon*. In South America, *L. jheringi* and *L. bivittata* occur in a variety of opossums all belonging to the family Didelphidae.

A second linstowiid genus, *Oochoristica*, also occurs in both groups of marsupials, with 2 species in South American didelphoids, 2 species in Australian dasyurids and an undescribed species in Australian peramelids. However, unlike *Linstowia*, species of *Oochoristica* also occur in eutherian mammals and reptiles on several continents, complicating their phylogenetic analysis.

Anoplotaenia dasyuri, a parasite of the large dasyurids, *Sarcophilus* and *Dasyurus*, has generally been placed in the family Taeniidae. Indeed, Gregory *et al.* (1975) and Beveridge *et al.* (1975) have shown that the possession of a taeniid-like egg with an embryophore composed of blocks and the use of a mammalian intermediate host rather than an insect support this taxonomic position. However, the morphogenesis of the metacestode is typically that of a linstowiid (Beveridge *et al.*, 1975) and it may be argued that *A. dasyuri* is in fact a highly modified linstowiid having developed certain morphological and biological characters in parallel with the taeniids which are otherwise restricted to the Eutheria.

Apart from *Anoplotaenia*, true Linstowiids have insects as intermediate hosts and occur in hosts which are partly or wholly insectivorous. Hence in Australia they are restricted to the polyprotodont (carnivorous) marsupials.

Source : MNHN, Paris

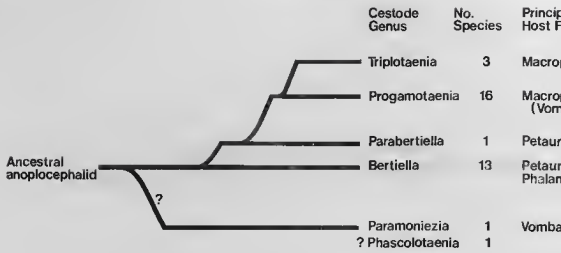


Fig. 1. — Dendrogram of possible phylogenetic relationships of anoplocephalid cestodes of Australasian marsupials.

2. — The Anoplocephalids

Anoplocephalid cestodes occur in each of the major groups of herbivorous (diprotodont) marsupial in Australia but *not* in the South American marsupials. The genera *Bertiella* (9 described species) and *Parabertiella* (1 species) occur in large arboreal possums of the families Phalangeridae and Petauridae. Small members of the Petauridae and possums of the Burramyidae are not known to be parasitised by anoplocephalid cestodes. In addition, four species of *Bertiella* occur in *Phalanger* spp. in New Guinea and nearby islands. Other species of *Bertiella* have an unusual host distribution, occurring in rodents in Australia, Asia and Africa, dermopterans in the Phillipines and primates of the New and Old Worlds.

Two related marsupial families, the Phascolarctidae (koalas) and the Vombatidae (wombats), contain very different cestode parasites. Koalas are parasitised by *Bertiella obesa*, which may reflect the similar arboreal habits of both koalas and possums rather than indicate close phylogenetic affinities. Wombats are parasitised by two genera, *Phascolotaenia* and *Paramoniezia*, which have paired genitalia, unlike *Bertiella* and *Parabertiella*, but their affinities are not clear.

The principal cestode genus occurring in the Macropodidae is *Progamotaenia*, a genus with paired genitalia in which 16 species are described and there are 3 known undescribed species. Fourteen of the described species occur exclusively in macropodid hosts ; one species occurs in vombatid hosts and one species occurs in both groups. Within the Macropodidae, no species of *Progamotaenia* are known from the subfamily Hypsiprymnodontinae, one species occurs in the rufous rat kangaroo *Æpyprymnus rufescens* belonging to the subfamily Potoroinae, and the remaining species occur in the large kangaroos and wallabies of the sub-family Macropodinae.

The genus *Triplotaenia* was considered for many years to be based on teratological specimens, but this is no longer the case and the genus now contains three valid species, all occurring in macropodids. In all species, two greatly twisted and fimbriated strobilae arise from a single scolex.

With certain exceptions therefore, each cestode genus belongs to a separate family or pair of closely related marsupial families. The exceptions are *Bertiella obesa* occurring in the koala, and the distribution of species of *Bertiella* occurring in the Phalangeridae and in only some species of Petauridae. The intermediate hosts of anoplocephalid cestodes are oribatid mites. The hosts are normally herbivores, and the mites are ingested incidentally on the food.

Source : MNHN, Paris

3. — Relationships within the anoplocephalid cestodes

The cestode genera found in possums (*Bertiella, Parabertiella*) both have single genitalia and are considered to be ancestral to the genus *Progamotaenia* whose members have paired genitalia. The view that cestodes with paired genitalia arose (polyphyletically) from those with single genitalia is now generally accepted (Spasskii, 1951) and appears to have occurred in the marsupial anoplocephalids since singular morphological features such as the occurrence of vaginal atrophy following insemination, a conical pyriform apparatus with numerous reflected filaments, a narrow tube-like vagina enlarging suddenly into an almost spherical seminal receptacle and proglottis fringing all occur in some species of *Bertiella* or in *Parabertiella* but are major morphological features characterising the genus *Progamotaenia*. Similarly the testes which form a single band anterior to the uterus in most *Bertiella* species show a slight tendency to divide into two groups in *B. pseudochiri* and *B. petaurina*, whereas species of *Progamotaenia* may have testes arranged in a single group or in two separate groups, predominantly the latter. It is believed therefore that the genus *Progamotaenia* arose from *Bertiella* or *Parabertiella* — like ancestors by a doubling of the genitalia and that similarities between *Progamotaenia* and the double — pored cestodes of eutherian mammals notably *Ctenotaenia* and *Mosogovoyia*, are due to convergence. Species of *Progamotaenia* with the genitalia completely separated in the two halves of the proglottis are considered derived forms which, by longitudinal division of the entire strobila have given rise to the genus *Triplotaenia*, formerly considered to be a teratological deformity but now known to be a valid genus with three species.

Accepting this general pattern of relationships, one can infer that the paired uteri in *Progamotaenia* is a derived state and that the single uterus is an ancestral state. Also, the proglottis fringing, developed to such a high degree in species such as *P. villosa*, is a derived and not ancestral character. These two features can be used to conveniently divide up the genus *Progamotaenia* along with the degree of development of the cirrus sac (which may be very powerfully developed with a coiled, heavily armed cirrus or may be weakly developed and unarmed) and the occurrence of the parasite in the intestine or in the bile duct of the host. Using such characters, an arrangement of the species (as shown in Table 1) is arrived at.

4. — Correlation with host taxonomy

As mentioned above, Australian species of *Bertiella* have an unusual host distribution, occurring in the Phalangeridae, in some species of Petauridae and in the distantly related Phascolarctidae. Rather than indicating host taxonomic relationships, the distribution most probably reflects feeding behaviour. Members of the Phalangeridae and Phascolarctidae are arboreal herbivores, as are those members of the Petauridae which are parasitised by *Bertiella* spp. By contrast, petaurids which do not have cestode parasites, as well as the Burramyidae are nectar and insect feeders. Cestode species that do occur in phalangerids are distinct from those which occur in petaurids.

Within the genus *Progamotaenia*, the " fringed " species (*P. zschokkei, P. villosa, P. lagorchestis, P. spearei, P. thylogale, P. proterogyna*) form a distinctive group within the genus, and, with the exception of *P. proterogyna* and *P. zschokkei*, are restricted to the macropodid genera *Thylogale* and *Lagorchestes*. The three undescribed species also fit into this group and occur in *Thylogale* in Australia and *Dorcopsis* in New Guinea. With the exception of *P. thylogale* which occurs throughout the range of the host genus (*Thylogale*), this group of cestode species (including *P. proterogyna*) is limited to hosts in northern Australia and New Guinea. Most species are host specific, and *P. zschokkei* seems a likely ancestor for the whole group.

Amongst the " unfringed " species, a group of 3 species (*P. bancrofti, P. aepyprymni, P. johnsoni*) stands out on the basis of the enormous development of the cirrus and cirrus sac. They are host specific and occur in the macropodine genera *Lagorchestes* and *Onychogalea* and in the potoroine genus *Æpyprymnus*. All occur in northern Australia only. The remaining species of *Progamotaenia*

Source : MNHN, Paris

are un-fringed and have a weakly developed cirrus sac. With one exception (*P. festiva* which is considered in detail below) they are restricted to the large kangaroos and wallabies of the genera *Wallabia* and *Macropus*. Two species are known from single hosts while the others occur in a number of host species. *P. ewersi* occurs in northern and southern Australia, whereas *P. macropodis*, *P. ruficola* and *P. effigia are* essentially southern species.

Two cestode groups occur almost exclusively in small, older wallabies of the genera *Lagorchestes*, *Thylogale*, *Onychogalea* and *Petrogale* and the higher degree of host specificity of species in this group may reflect a longer association between host and parasite. The third cestode group of 4 species (*P. festiva* excepted) occur in the very recent genus *Macropus* and the associated genus *Wallabia*, and the lower degree of specificity may reflect their more recent origins and hence the much closer relationships between the hosts. The division of the Macropodinae into the two major groups indicated is not currently recognised in the taxonomy of the hosts, though recent serological evidence presented by Kirsch (1977) indicates just such a division as is indicated by the cestode parasites. Kirsch's data supports morphological data in placing *Wallabia* very close to *Macropus*, and this association is supported by data derived from the cestodes.

Of the 15 species of *Progamotaenia* in macropodids, 14 occur in macropodines and only one in potoroines. This data may be taken as general support for the current taxonomic distinction made between the host subfamilies, although the single species *P. aepyprymni* in *Aepyprymnus rufescens* would suggest a relationship between this host and the genera *Onychogalea* and *Lagorchestes*.

The hypothesis that *Progamotaenia* and *Triplotaenia* are derived from *Bertiella*-like ancestors accords well with the view that the macropodids are derived from possum like ancestors. The distinctiveness of the wombat cestodes parallels the fact that the wombats diverged much earlier in the evolutionary history of the marsupials, but the precise relationships of the cestodes remains an enigma. They may have arisen from *Bertiella*-like ancestors hy duplication of the genitalia in a separate development to that producing *Progamotaenia*, but the hypothesis is not easy to sustain. The genera *Progamotaenia* and *Triplotaenia* are considered the most recent, and they occur in the most recently evolved hosts, indicating a good correlation with host evolution.

5. — Specificity

The foregoing analysis is based primarily on cestode species which show a relatively high degree of host specificity and indicates that if hosts were allocated to taxonomic groups on the basis of their cestode parasites, the host arrangement would closely resemble current taxonomy at the supra-generic level. Little or no information is provided on relationships within host genera. *Progamotaenia festiva*, which occurs in 10 host species would, at first sigbt offer little phylogenetic information. However, it is a polymorphic species, as currently defined in morphological terms, and may consist of a complex of highly specific sibling species which may provide very valuable information about host phylogeny. This possibility is shown hy the apparently anomalous situation which exists with the bile duct inhabiting species *P. festiva* and *P. effigia*, the former occurring in 6 genera of macropodids, the latter occurring only in *Macropus fuliginosus*. *P. festiva* was first described in *Macropus giganteus*, a host very similar to *M. fuliginosus*, the 2 hosts having been confused by many workers until as recently as 1972 (see Kirsch and Poole, 1972). The two cestodes are apparently host specific and where two macropodid species (one parasitised by *P. festiva* and the other by *P. effigia*) graze together, no cross transmission occurs (Beveridge, 1976, Arundel *et al.*, 1980). The two cestode species differ only in the number of uteri per proglottis, but the character does not vary within either species. However, preliminary results using electrophoretic techniques suggest that the taxonomic conclusions based on morphology may need qualification. Limited data so far obtained by P. Baverstock and M. Adams (unpublished) suggest that *P. effigia* from *M. fuliginosus* and *P. festiva* from *M. giganteus* are very similar genetically, differing at only one locus. By contrast, specimens of " *P. festiva* " from different host species are genetically quite different, suggesting the existence of a complex of sibling species. The genetic data in contrast to morphology, indicates a relationship between the cestodes more akin

Source : MNHN, Paris

to the relationships known to exist between the hosts, and suggest that care is needed in interpreting situations where information on host and parasite taxonomy disagree.

6. — Evolution of the cestodes of marsupials

The genus *Linstowia* provides a very obvious connecting link between the South American and Australian marsupials. In the latter group, it occurs only in the Dasyuridae and Peramelidae (the Carnivorous polyprotodonts), and these two groups are most closely related to the South American carnivorous didelphoids (Kirsch, 1976) whose ancestors are thought to have invaded Australia via Antarctica. In Australia, the linstowiids seem to have radiated very little in spite of major radiations in both the Dasyuridae and Peramelidae. A major exception may be *Anoplotaenia* which has made the transition from an insect to a mammal as intermediate host and hence parasitises the larger marsupial carnivores, having at the same time evolved convergently with the taeniids of eutheria.

The linstowiids do not seem to have adapted to the evolution of the very large groups of herbivorous marsupials presumably because insect intermediate hosts were now unsuitable for parasite transmission and the explosive radiation of the Phalangeroidea therefore resulted in large numbers of mammal species without any intestinal cestode parasites. These unoccupied niches were subsequently filled by the anoplocephalids which having oribatid mites as hosts could readily infect the grazing or browsing herbivores which had evolved. They did not however infect the nectar-feeding possums and hence no cestodes are known from the Burramyidae and certain Petauridae.

The origins of the true anoplocephalids can be clearly traced to the genus *Bertiella*, and this same genus has an unusual host distribution, occurring in Australian marsupials, rodents, dermopterans and primates. Since we know that the rodents invaded Australia fromislands to the north of the continent, the most simple hypothesis is that the genus *Bertiella* was brought to Australia by the rodents and because of the use of oribatids as intermediate hosts was able to spread to the herbivorous marsupials, occupying the large number of vacant niches. On the basis of published records, *Bertiella anapolytica* is known only from *Rattus* species in Australia and Malaysia, and *Rattus* species invaded Australia only 1 million years ago, a time span which would hardly allow for the extensive radiation of the Australian anoplocephalids. However, the writer has also collected this species from another rodent, *Uromys caudimaculatus*, which came to Australia in the Miocene, 15-20 millions years ago (Watts and Aslin, 1980). If a host such as *Uromys* was the host of *B. anapolytica* in the Miocene, we have a simple explanation for the entry of the anoplocephalids to Australia from the north, their absence in South American marsupials and for the explosive radiation of the anoplocephalids which occurred as they filled a variety of unoccupied niches left unoccupied by the original linstowiid parasites of the dasyurids and peramelids.

Table 1. — Species of Linstowiid cestodes from Australian* and South American+ marsupials.

Cestode	*Host Genus*	*No. host species*
*Linstowia semoni**	*Isoodon, Dasyurus*	2
L. sp. undescribed*	*Isoodon*	1
L. jheringi+	*Didelphys, Marmosa, Metachirus, Metachirops, Peramys*	5
L. biviiata+	*Didelphys, Marmosa, Metachirus, Caluromys*	9
*Anoplotaenia dasyuri**	*Sarcophilus, Dasyurus*	3
*Oochoristica antechini**	*Antechinus*	1
*O. eremophila**	*Antechinus*	1
O. didelphydis+	*Marmosa*	2
O. marmosae+	*Marmosa*	1
O. surinamensis+	*Didelphys*	2

Source : MNHN, Paris

TABLE 2. — Species of Anoplocephalid cestodes from Australasian marsupials with hosts and number of host species.

Cestode	*Host genus*	*No. Host Species*
Progamotaenia villosa	*Lagorchestes*	1
P. lagorchestis	*Lagorchestes*	1
P. spearei	*Thylogale*	1
P. thylogale	*Thylogale*	3
P. proterogyna	*Macropus agilis*	1
P. zschokkei	*Thylogale, Petrogale, Onychogalea, Macropus agilis, Lagorchestes*	6
P. bancrofti	*Onychogalea*	2
P. johnsoni	*Lagorchestes*	1
P. aepyprymni	*Aepyprymnus*	1
P. ewersi	*Macropus, Wallabia*	8
P. macropodis	*Macropus, Wallobia*	5
P. ruficola	*Macropus rufus*	1
P. festiva	*Macropus, Wallabia, Petrogale, Onychogalea, Setonix, Lagorchestes*	10
P. effigia	*Macropus fuliginosus*	1
Triplotaenia mirabilis	*Petrogale*	1
T. undosa	*Macropus, Wallabia*	4
T. fimbriata	*Macropus, Petrogale*	3
Phascolotaenia comani	*Vombatus*	1
Paramoniezia johnstoni	*Vombatus, Lasiorhinus*	2
Parabertiella campanulata	*Pseudocheirus*	2
Bertiella aberrata	*Pseudocheirus*	2
B. pseudochiri	*Pseudocheirus*	1
B. undulata	*Pseudocheirus*	1
B. pellucida	*Pseudocheirus*	1
B. foederata	*Pseudocheirus*	1
B. petaurina	*Schoinobates*	1
B. mawsonae	*Schoinobates*	1
B. trichosuri	*Trichosurus*	2
B. rigida	*Pholanger*	1
B. sarasinorum	*Phalanger*	1
B. kaput	*Phalanger*	1
B. edulis	*Phalonger*	1
B. obesa	*Phascolarctos*	1

REFERENCES

BAER, J. G., 1927. — Monographie des cestodes de la Famille des Anoplocephalidae. *Bull. biol. Fr. Belg. Supl. 10.*

BEVERIDGE, I., 1976. — A taxonomic revision of the Anoplocephalidae (Cestoda : Cyclophyllidea) of Australian marsupials. *Aust. J. Zool. Suppl. 44.*

BEVERIDGE, I., RICKARD, M. D., GREGORY, G. G., MUNDAY, B. L., 1975. — Studies on *Anoplotaenia dasyuri* Beddard, 1911 (Cestoda : Taeniidae), a parasite of the Tasmanian devil : observations on the egg and metacestode. *Int. J. Parasitol. 5* : 257-267.

GREGORY, G. G., MUNDAY, B. L., BEVERIDGE, I., RICKARD, M. D., 1975. — Studies on *Anoplotaenia dasyuri* Beddard, 1911 (Cestoda : Taeniidae), a parasite of the Tasmanian devil : life cycle and epidemiology. *Int. J. Parasitol. 5* : 187-191.

Source : MNHN, Paris

Kirsch, J. A. W., 1977. — The comparative serology of Marsupialia and a classification of marsupials. *Aust. J. Zool. Suppl. 52.*

Kirsch, J. A. W., Poole, W. E., 1972. — Taxonomy and distribution of the grey kangaroos, *Macropus giganteus* Shaw and *Macropus fuliginosus* (Desmarest), and their subspecies (Marsupialia : Macropodidae). *Aust. J. Zool. 20* : 315-339.

Spasskii, A. A., 1951. — Anoplocephalata. Essentials of Cestodology. Vol. 1. Ed. K. I. Skrjabin Akad. Nauk.

Watts, C. H. S., Aslin, H. J., 1981. — The Rodents of Australia. Angus and Robertson Publ., p. 321.

DISCUSSION

Burt. — Are oribatid mites the hosts of Australian anoplocephalids ?

Beveridge. — We do not know for certain. Dr. D. Spratt has studied the problem for several years and development of some species certainly occurs in oribatids, but no cycles were completed.

Burt. — Any naturally infected mites ?

Beveridge. — Yes, but since the scoleces are unarmed, they cannot be identified with any certainty.

Fain. — Does *Bertiella* occurs in primates also ?

Beveridge. — Yes, but the genus *Bertiella* is at present a taxonomic mess and it is really impossible to be dogmatic about the species.

Czapliński. — Are the Hymenolepididae closely related to the Anoplocepbalidae ? Do you think that vaginal atrophy occurring in Hymenolepidids and Anoplocephalids indicates a close relationship between the two groups ?

Burt. — Evidence from their larval structure suggests that they are closely related as they both have a true, " double " cysticercoid, the cercocystis type of cysticercoid of Villot and not the " single " monocercus type or cercoscolex type found in the Dilepididae.

Euzet. — Vous estimez que les Anoplocephalidae sont arrivés en Australie avec les Rongeurs et qu'ils se sont diversifiés chez les Marsupiaux herbivores. Pour quelles raisons les Hymenolepididae, qui sont aussi nombreux chez les Rongeurs, n'ont-ils pas réussi ce passage ?

A-t-on une idée de l'importance relative Anoplocephalidae-Hymenolepididae chez les Rongeurs du Sud-Est Asiatique ?

Est-ce que l'on pourrait lier cette absence d'Hymenolepididae à la taille des hôtes ?

Vaucher. — Les *Hymenolepis*, de même que les Taenias et les Davaineidae, n'ont pas très bien réussi en Australie et l'on peut se demander s'ils ne sont pas arrivés après les Anoplocephalidae et se sont ainsi trouvés en compétition avec une forme déjà installés.

Crompton. — What are precisely the biochemical differences that you are looking at in cestodes ?

Beveridge. — Different enzymes ; and whether they are present or absent in each species.

Crompton. — If you find biochemical differences does it mean that there are really different species ?

Beveridge. — We must face this problem when we come to it, by combining any biochemical data with morphology. Results to date are merely preliminary as we have only screened 10 enzymes in a few species. We hope to screen 40 enzymes in a variety of specimens from different hosts.

Hoffstetter. — Il est remarquable de constater l'accord parfait de l'histoire des Cestodes australiens (*Linstowia* et *Bertiella*) avec les idées modernes sur le peuplement mammalien de l'Australie : arrivée ancienne des Marsupiaux didelphoïdes via Antarctide depuis l'Amérique du Sud ; migration tardive des Rongeurs est-asiatique après déplacement de l'Australie vers le Nord. L'étude et l'interprétation offertes par le Dr. Beveridge ont à cet égard une valeur exemplaire.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

NOTES ET DISCUSSION SUR LES MARSUPIAUX ET LEURS PARASITES

1. — ACARIENS DE LA SOUS-FAMILLE LISTROPSORALGINAE (PSOROPTIDAE, ASTIGMATES) REPRÉSENTÉS CHEZ LES HYSTRICOMORPHES ET LES MARSUPIAUX SUD-AMÉRICAINS ET CHEZ LES MARSUPIAUX AUSTRALIENS

PAR

A. Fain

Nous avons montré que les Acariens de la famille Myobiidae (ordre Prostigmates) étaient représentés à la fois chez les Marsupiaux et les Hystricomorphes américains, et les Marsupiaux australiens.

Un autre groupe d'Acariens, celui de la sous-famille Listropsoralginae Fain, 1965 (Psoroptidae, ordre Astigmates) est également représenté chez ces mêmes hôtes. Il est formé de 3 genres dont 2 sont endémiques pour un genre d'hôte, le troisième vivant sur deux genres d'hôtes voisins. Ces Acariens vivent sur la peau et produisent des gales.

Le genre *Listropsoralges* Fain, 1965 comprend 2 espèces : *L. marmosae* vivant sur *Marmosa* spp. et *L. monodelphis*, vivant sur *Monodelphis dimidiata*, d'Amérique du Sud.

Le genre *Listropsoralgoides* Fain et Lukoschus, 1970, avec une espèce, *L. surinamensis*, est parasite de *Proechimys guyanensis*, du Surinam.

Le genre *Petauralges* Fain et Lukoschus, 1979, avec une espèce *L. rackae* Fain et Lukoschus, 1979, vivant sur *Petaurus breviceps*, d'Australie.

Toutes ces espèces présentent un mélange de caractères, les uns primitifs (écussons dorsaux et ventraux très développés, présence des poils *vi*), les autres spécialisés (crochets chitineux d'attache très développé sur les pattes). Le genre *Petauralges* parasite d'un Marsupial australien est plus régressé (perte des ventouses aux pattes postéricures dans les 2 sexes) que les 2 genres américains.

Par la forme très spécialisée des organes d'attaches sur les pattes I et II, les Listropsoralginae présentent des affinités certaines avec les Makialginae et les Cheirogalalginae (Psoroptidae) parasites de Lémuriens de Madagascar et avec les Galagalgidae représentés par un genre et une espèce (*Galagalges congolensis* Fain, 1963) vivant sur *Galago senegalensis* (Lorisidae).

BIBLIOGRAPHIE

Fain, A., 1965. — Les Acariens producteurs de gale chez les Édentés et les Marsupiaux (Psoroptidae et Lobalgidae Sarcoptiformes). *I.R.S.N.B.*, XLI (17) : 1-41.

Fain, A., 1966. — Les Acariens producteurs de gale chez les Lémuriens et les Singes. II. Nouvelles observations avec description d'une espèce nouvelle. *Acarologia*, VIII (1) : 94-114.

Source : MNHN, Paris

Fain, A. & Lukoschus, F., 1970. — Parasitic mites of Suriname. II. Skin and fur Mites of the families Psoroptidae and Lobalgidae. *Acta Zool. Path. Antverp.* n° 51 : 49-60.

Fain, A. & Lukoschus, F., 1979. — Two new parasitic Mites (Acari, Astigmata) from the skin of Australian Vertebrates. *Mitt. Zool. Mus. Inst. Hamb., 76* : 387-393.

2. — ACARIENS PARASITES DE QUELQUES MAMMIFÈRES D'ORIGINE OU D'AFFINITÉS INCERTAINES

PAR

A. Fain

Nous donnons ici la liste des parasites que nous avons récoltés sur certains Mammifères ou Marsupiaux d'origine ou d'affinités incertaines.

I. *Lestoros inca* (Caenolestidae, Marsupialia).

Nous avons décrit 3 acariens parasites, endémiques pour cet animal :

1. *Caenolestocoptes inca* Fain et Lukoschus n.g., n.sp. Ce genre fait partie des Sarcoptidae, mais c'est le genre le plus primitif connu dans cette famille. Outre ses caractères très primitifs, il montre aussi certains caractères d'adaptation (spécialisation). Ces caractères aberrants ont nécessité la création d'une sous-famille nouvelle dans les Sarcoptidae.

2. *Xenomyobia hirsuta* Fain et Lukoschus n.g., n.sp. Constitue également une sous-famille indépendante et très aberrante dans la famille Myobiidae. C'est aussi le genre le plus primitif de la famille mais avec d'évidents caractères de spécialisation.

3. *Afrolistrophorus inca* Fain. Un nouveau sous-genre (sous presse) a été créé pour cette espèce. Ce sous-genre contient encore 2 autres espèces vivant, l'une sur *Bradypus*, l'autre sur *Euneomys* du Cap Horn.

II. *Dromiciops australis* (Marsupialia).

Nous avons décrit 3 espèces de cet hôte :

1. *Archemyobia* (*Dromicimyobia*) *dromiciops* Fain (Myobiidae), nouvelle espèce et nouveau sous-genre, connus seulement chez cette espèce.

2. *Dromiciocoptes brieni* Fain (Myocoptidae). Ce nouveau genre est le plus primitif de la famille. Il représente une sous-famille distincte. Toute la face dorsale est couverte de grands écussons (caractère primitif). N'est connu que de cet hôte.

3. *Dromiciolichus chiliensis* Fain (Atopomelidae). Genre endémique pour cet hôte.

III. *Aplodontia rufa* (Aplodontidae, Rodentia).

Cet animal héberge un genre archaïque (*Aplodontochirus borealis* Fain et Hyland) qui combine les caractères des deux familles Listrophoridae et Atopomelidae. Il a été classé provisoirement dans une sous-famille distincte au sein des Listrophoridae.

IV. *Singes Platyrrhiniens.*

1. La sous-famille Cebalginae (Psoroptidae) comprenant 6 genres et 7 espèces est complètement endémique pour ces Singes.

Source : MNHN, Paris

2. La famille Lemurnyssidae (parasites des fosses nasales) est représentée par un genre et une espèce chez *Galago senegalensis* et par un deuxième genre voisin chez 2 genres différents de Plathyrrhiniens.

3. La famille Rhyncoptidae (parasites des follicules pileux) comprend un seul genre (*Rhyncoptes*) dont une espèce vit chez l'*Hystrix* africain, une espèce chez un Cercopithèque et 2 espèces chez 4 espèces de Singes Platyrrhiniens.

4. Le genre *Listrocarpus* Fain (Atopomelidae) est endémique pour les Singes Platyrrhiniens Il comprend 9 espèces vivant sur la peau de ces animaux. La plupart des espèces sont endémiques pour un genre de Singes. La forte réduction de l'écusson dorsal, l'absence des poils *v i*, la disparition des ventouses à la patte IV chez le mâle suggèrent que ce genre est très évolué.

V. *Plagiodontia aedium* (Capromyidae : Hystricoidea).

1. Ce Rongeur héberge un genre monotypique endémique *Plagiodontochirus* Fain (espèce type : *P. nudus*) (Atopomelidae) qui ressemble au genre *Listrocarpus*, endémique sur les Singes sud-américains Écusson dorsal également très régressé, chaetotaxie et aspect général très semblable. Il se distingue de *Listrocarpus* par l'allongement considérable de la papille copulatrice et la forme de l'écusson.

2. *Domingoecius cruzi* Fain et Lukoschus (Atopomelidae). Connu seulement de *Plagiodontia*. Ce genre est nettement plus primitif que *Plagiodontochirus* et il ressemble un peu au genre *Chirodiscoides* endémique sur les Caviidae mais il s'en distingue cependant nettement par divers caractères.

VI. *Capromys nana* (Capromyidae : Hystricoidea).

Ce Rongeur héberge deux genres endémiques :

1. *Capromysia* Fain (Atopomelidae), avec une espèce *C. elongata* qui vit sur *Capromys nana* et *C. pilorides*. Ce genre présente des ressemblances avec *Plagiodontochirus*.

2. *Capromylichus* Fain (Atopomelidae) avec une espèce *C. cubanus* parasitant *Capromys nana* et *C. auritus*. Même groupe que *Capromysia*.

VII. *Solenodon cubanus* (Solenodontidae, Insectivora).

Cet hôte héberge le genre endémique *Cubanochirus* Fain (une espèce *C. maximus*). C'est un genre évolué ressemblant à *Plagiodontochirus*.

En conclusion, on peut dire que les Rongeurs *Plagiodontia* et *Capromys* et l'Insectivore *Solenodon* hébergent des genres endémiques très évolués et morphologiquement voisins du genre *Listrocarpus* vivant sur les Singes Plathyrriniens. Le seul genre nettement plus primitif est *Domingoecius*.

VIII. *Pectinator spekei* (Ctenodactylidae, Rodentia).

Cet hôte héberge une sous-famille Teinocheylinae (Cheyletidae) représentée par un unique genre et espèce (*Teinocheylus longissimus* Fain) endémiques pour cet hôte.

IX. *Ctenodactylus gundi* (Ctenodactylidae, Rodentia).

Cet hôte héberge le genre monotypique *Gundimyobia* Fain et Lukoschus (espèce *G. ctenodactylus*) dans la famille Myobiidae. Ce genre présente un mélange de caractères les uns évolués (perte d'une griffe aux pattes II à IV chez la femelle et aux pattes III et IV chez le mâle), les autres primitifs (chaetotaxie des coxas : 3-3-3-2 ; complexe apical de la patte I très développé).

Source : MNHN, Paris

X. *Ressemblances entre les Acariens Atopomelidae parasites des Marsupiaux sud-américains et ceux vivant sur les Marsupiaux australiens.*

Aucun genre d'Atopomelidae n'est représenté à la fois chez ces 2 groupes de Marsupiaux, Il existe cependant un genre, *Didelphoecius*, très répandu chez les Didelphidae et qui est très semblable au genre *Dasyurochirus*, bien représenté chez les Dasyuridae. Les 2 genres méritent cependant un statut séparé. Rappelons que ce sont aussi ces 2 familles de Marsupiaux qui hébergent les genres des Myobiidae ayant certaines affinités entre eux : les Dasyuridae porteurs des 3 espèces du genre *Australomyobia* (Myobiidae) et les Didelphidae hébergeant les espèces du genre *Archemyobia*. Ces constatations suggèrent l'existence d'affinités entre ces deux familles de Marsupiaux.

3. — NÉMATODES TRICHOSTRONGYLOÏDES ET MARSUPIAUX

PAR

M.-C. DURETTE-DESSET

Chez les Trichostrongyloidea existe un stock gondwanien dont on connaît le représentant le plus primitif chez un Python australien (genre *Herpetostrongylus*).

De ce stock seraient également sortis : (a) en Australie : (comme il a été dit plus haut), les Herpetostrongylinae, que l'on rencontre chez les Dasyuroidea et les Phalangeroidea (exceptionnellement chez les Perameloidea) ; (b) dans la région indo-malaise : le genre *Vauchertus*, parasite de Varans ; (c) en Amérique du Sud : les Viannaïidae, dont les formes les plus primitives sont parasites de Marsupiaux ; (d) dans l'Ancien Monde : le genre *Suncinema*, parasite d'Insectivores Soricoidea (Crocidures africains).

L'essentiel de cette évolution paraît donc avoir eu lieu vers la fin de l'Oligocène, mais nous n'avons aucune idée précise de la période d'apparition de l'ancêtre ; elle pourrait se situer au Crétacé.

Les Trichostrongyloïdes n'apportent donc aucun renseignement sur les liens existant entre Marsupiaux australiens et Marsupiaux sud-américains.

Source : MNHN, Paris

SPECIFICITY IN CARNIVORE-HOOKWORM HOST-PARASITE ASSOCIATIONS

BY

G. A. SCHAD

In 1963, Rep published an extensive two-part review of the morphology, taxonomy and certain aspects of the biology of hookworms entitled ' On the polyxenia of the Ancylostomidae and the validity of the characters used for their differentiation. " These papers have made a useful impact on the classification of hookworms at levels above the genus, even though a number of genera with clear ancylostomatoid affinities (e.g. the arthrocephalines) were removed from the superfamily. Subsequently, Lichtenfels (1980) provided an excellent modern classification of the hookworms, but this did not deal with individual species. Thus, Rep's papers represent the latest comprehensive review of the taxonomy and host associations at the specific level, and they raise the question " Are the ancylostomes, in fact, polyxenic ? " He, as his title indicates, believed that they were, and was critical of work in the preceding decade which defined species narrowly, leading to the recognition of species with only one or few hosts.

Rep used his first-hand experience with hookworms of man and companion animals along with descriptions in the literature as his primary material. In contrast, those who defined the ancylostomes narrowly were established taxonomists with access to type and other material in museum collections (e.g. Biocca, 1951 a, h ; Biocca and LeRoux, 1957). These differences in approach explain the contrasting viewpoints about the degree of variability within species, and the resulting conclusions concerning the degree of host specificity shown by these nematodes.

This paper will discuss some observations based upon laboratory, field and experimental investigations of the author which bear upon this problem.

The Recognition of the Degree of Intraspecific Variation in Hookworms.

After years of confusion, the specific distinctness of *A. ceylanicum* from *A. braziliense* has been clearly demonstrated by Biocca (1951), Biocca and LeRoux (1957), Yoshida (1965) and Setasuban (1975, 1977). The dentition of these worms has always been an important taxonomic criterion, as well as a point of confusion, since in both species there is typically a marked inequality in the size of the two pairs of teeth present in the oral orifice, the external pair being decidedly larger than the internal pair. The inequality is more pronounced in *A. braziliense* than in *A. ceylanicum*, although extreme variants converge in the degree of disparity. Most specimens of *A. ceylanicum* that I have examined, both from a normal host, the small Indian civet cat (*Viverricula indica*) and from an abnormal host, man, conformed to these descriptions.

However, when the full range of dental variation was examined in 122 specimens from 9 civets it was seen that the extreme variants at the other end of the spectrum had pairs of teeth approximatly equal in size (Figure 1). On the basis of generally recognized taxonomic criteria, these variants are difficult to distinguish from other " two-toothed " ancylostomes, namely, *A. paraduodenale*, *A. kusimaense*, and *A. malayanum*. Setasuban (1975) has noted that the previously unrecognized papillae on the genital cone of the ancylostomes are useful taxonomically. Those of a specimen of *A. ceyla-*

Source : MNHN, Paris

nicum from *V. indica* are shown in Figure 2. Unfortunately they can rarely be demonstrated with this clarity, and the range of variation within species and the differences between species remain to be described. Further investigations of the structure of the genital cone of these species are needed. Scanning electron microscopy may be particularly useful for this purpose, since the structures are complex and light microscopy is unsatisfactory. This may provide more adequate definitions of these "two-toothed" species. Until then, the recognized degree of host specificity in this group of parasites of tropical carnivores will remain tentative.

The Experimental Investigation of Polyxenia Among Hookworms.

Experimental cross-infectivity studies provide the ideal method for delineating the spectrum of hosts which will permit a parasite to develop. While this approach may be feasible for parasites of small mammals, it rapidly becomes impractical and expensive as the size of the host increases. Thus, even though several ancylostomes are common parasites of domestic carnivores and/or are important in human health, little work has been done to examine their host-range in carnivores experimentally. Such work as has been done has involved the experimental infection of laboratory rodents with hookworms of cats and dogs, or dogs and cats with hookworms of man, with a view toward establishing a laboratory animal model for the investigation of ancylostomiasis.

In most instances, immunosuppression and/or infection of neonatal animals has been required to establish these species in rodents or rabbits. More relevant is work concerning the experimental infection of dogs with *A. duodenale*, a parasite of man, which is generally considered to have had a canine-dwelling ancestor. *A. duodenale* has been reported from diverse carnivores and other mammals, suggesting some propensity for polyxenia, but whether these individual host records represent biologically meaningful occurrences in hosts other than man in terms of either prevalence or intensity of infection is unknown. Indeed, some records probably represent faulty parasite identifications. However, because it is a carnivore-derived species and a major parasite of man, several investigators have attempted to rear *A. duodenale* in dogs (Looss, 1911 ; Yoshida and Okano, 1959 ; Okamoto, 1961 ; Fukutome, 1970 ; Schad, 1979), and all have had at least initial success. Indeed, I reported the successful infection of more than forty 2-month-old, laboratory reared pups with an Indian isolate of *A. duodenale*. Some of these pups were treated with immunosuppressive agents, and are irrelevant here. To date, however, 80 untreated dogs have been exposed to infection and all have become infected. Why then has the parasite failed to re-establish in the dog in nature ? A conclusive answer cannot be given on the basis of experimental evidence, but one can suggest that, under natural conditions, dogs will not be as susceptible to initial infection, and even if infection occurs, transmission may be impossible.

In my work, all dogs were 2 months old, and 100 % became infected. In another large series, 40-100 % of pups in susceptible age groups were successfully infected ; the percentage varied with the age of the group (Fukutome, 1970). In 2-month-old pups specifically, 83 % took the infection. The difference in the percent becoming infected between dogs of the same age in the two investigations may be attributable to the fact that the pups used in my work were raised helminth-naive, and thus no possibility of acquired immunity arises.

This contrasts with field conditions, where, due to transmammary transmission of *A. caninum*, most young pups would have been infected already, and cross-immunity is likely to limit the establishment of a second competing species (Schad, 1966).

Furthermore, since the prevalence of *A. caninum* infection in young pups is high, and since there is resistance to the establishment of hookworms in older dogs, it follows that readaptation of *A. duodenale* to the dog could be prevented by cross-mating with resulting hybrid sterility. Cross-mating between *A. duodenale* and *A. caninum* has been observed (Yoshida and Okano, 1959), but whether this cross produces offspring has not been reported. Other experimental crosses (*A. caninum* × *A. tubaeforme* and *A. braziliense* × *A. ceylanicum*) have failed to produce viable progeny (Setasuban, 1977 ; Rep *et al.*, 1968). Thus, while one generation of *A. duodenale* can be established in the dog with relative ease, and, indeed, after only one isolation I have maintained it in the laboratory for 7 generations

Source : MNHN, Paris

without immunosuppressives, under natural conditions the parasite is probably prevented from re-establishing in its putative ancestral host by factors such as natural and acquired resistance and by hybrid sterility. In this manner, selection for canine adaptedness would be prevented, even though an initial canine infection may occur readily.

Faunistic Investigations : The Comparative Ecological Approach.

There is an active and growing interest in ecological parasitology, giving rise to well-conceived and well-executed faunistic investigations. These investigations are characterized by the examination of large series of each of several related hosts in a defined geographic area. Thus, not only is the mere occurrence of a parasite within host species which are likely to share parasites demonstrated, but, more importantly, its prevalence and abundance within species is established. In this way, biologically significant monoxenia or polyxenia is demonstrated and quantified. Some particularly good examples of such work, drawn from recent investigations concerning the host distribution of hookworms in carnivores, include investigations of wolves and coyotes in Canada (Holmes & Podesta, 1968 ; Samuel *et al.*, 1978) coyotes and bobcats in Texas (Pence & Eason, 1980) and domestic cats and dogs in Surinam (Rep & Heyneman, 1976). Some of these include sophisticated statistical analyses which permit the objective comparison of the parasite communities of two or more host species, or of populations of the same host species in different areas.

These investigations have shown that related canids at similar latitudes share their parasites, including hookworms, but that the same host species barbor quite different hookworms at different latitudes. With regard to the ancylostomes, this was to be expected, since knowledge of the hookworms of the domestic dog, a close relative of the wild canids, had already indicated that *Uncinaria stenocephala* would occur in the far north, *A. caninum* in temperate and tropical areas, and *A. braziliense* in subtropical and tropical areas. Of greater interest is the fact that in *no* instance, in spite of sample sizes of 40 animals or more, were hookworms of other sympatric carnivores found in these hosts. In North America, parasites such as *Uncinaria yukonensis* or *Placoconus lotoris* are common parasites of other carnivores, i.e. bears and racoons, but neither was found in canids.

TABLE 1. — Ancylostomes recovered from samll indian carnivores from southern West Bengal.

Host (Parasitized/Examined)	Hookworms Recovered			
	Total	Mean	Range	Species
Viverricula indica (3/3)	104	32.7	4-44	*Ancylostoma ceylanicum*
Paradoxurus hermaphroditis (4/6)	18	4.5	3-7	*Ancylostoma ceylanicum*
(6/6)	575	96.0	1-219	*Arthrostoma longispiculum*
Herpestes edwardsi (12/24)	256	10.7	4-47	*Arthrocephalus gambiense*
Felis chaus (1/2)	1	0.5	1	*Ancylostoma caninum*
(1/2)	7	3.5	7	*Ancylostoma ceylanicum*

Although on a smaller scale than the studies just cited, a largely unpublished investigation of the parasites of small wild Carnivora in Bengal indicates that each host species barbors a charac-

Source : MNHN, Paris

teristic hookworm fauna, and that the parasites are reasonably host specific (Table 1). The table shows that *Arthrocephalus gambiense* is a characteristic parasite of the mongoose, and in Bengal at least, is not prevalent in civet cats (viverrids). The other arthrocephaline hookworm, *Arthrostoma longispiculum*, is characteristic of the toddy cat (*Paradoxurus hermaphroditus*), and if our 9-animal sample is adequate, this hookworm is specific for this viverrid and not for the small Indian civet (*Viverricula indica*). *Ancylostoma ceylanicum*, on the other hand, occurred in both viverrids as well as the one felid examined. Additionally, in this part of India, as in most of its range this parasite occurred in man. Although its prevalence in humans is not particularly low (8.7 %), its abundance is (0.1 % of 17,000 hookorms recovered from 183 persons) and, therefore, this species is considered an accidental parasite of man. Its abundance, relative to the normal hookworms of man, in individuals in which it occurred, is shown in Table 2.

TABLE 2. — Hookworm populations recovered from each of sixteen persons harboring *Ancylostoma ceylanicum*. From Chowdhury and Schad, 1972.

Subject's Sex	Age	Hookworms recovered					
		A. ceylanicum		*A. duodenale*		*N. americanus*	
		F	M	F	M	F	M
M*	20	1	1	4	0	38	31
M	48	0	1	39	16	35	39
M	29	2	0	12	4	9	17
M	14	1	0	10	6	89	72
F	55	1	0	23	7	37	40
M	22	0	1	29	25	11	16
M	17	0	1	3	2	15	31
M	31	1	0	16	8	24	20
M	47	1	0	10	7	24	33
M	11	1	0	1	2	6	13
M	34	0	1	1	6	27	27
M	15	1	0	6	4	17	10
M	19	1	0	29	24	55	61
M	52	1	0	11	7	17	15
M	54	1	0	7	10	32	113
M*	7	1	0	24	22	0	0

* Post-treatment stool collection incomplete after first 24 hours.

It is noteworthy, however, that in some parts of its range, i.e. New Guinea, *Ancylostoma ceylanicum* is, in fact, a normal human parasite, occurring in man at levels of abundance comparable to those maintained hy *A. duodenale* and *N. americanus* (Zuidema *et al.*, 1972).

Summary and Conclusions.

Although hookworms are of great medical and economic importance, and although they are structurally complex, having elaborate mouth capsules and genital cones which provide numerous taxonomically useful characters, specific identification remains difficult. This places a surprising degree of constraint on the certainty with which host specificity can he assessed.

To a large extent, experimental investigations of host specificity have been an ancillary result of attempts to establish laboratory models for the investigation of human and animal ancylostomiasis. Some species, *A. tubaeforme* and *A. caninum*, are relatively host specific, infecting each others normal hosts with difficulty. In contrast, *A. ceylanicum* lacks host specificity, infecting canids, felids, viverrids and man. This is reflected in the laboratory, where even rodents have been infected with relative ease.

Source : MNHN, Paris

Necator americanus can also be adapted to rodents in the laboratory, but only by strong selection in corticosteroid-treated hosts. Immunosuppressive agents have played an invaluable role in the adaptation of hookworms to abnormal hosts, and this suggests that immunologic rejection, rather than physiologic incompatability, is the major factor in maintaining host specificity. *Ancylostoma duodenale* infects dogs easily and immunosuppressive agents are not required for either the isolation or the maintenance of the parasite for several generations. However, under field conditions, the near universal presence of *A. caninum* in dogs from soon after birth probably prevents the addition of this species to the hosts normally parasitized by *A. duodenale*.

Based on morphological and experimental studies, the ancylostomes of carnivores and their close relatives (e. g. *A. duodenale*) are generally host specific usually occurring naturally in a few related hosts. This is supported by modern quantitative faunistic studies of the parasites of wild and domestic carnivores. These studies indicate that, with some notable exceptions, host specificity is, in fact, the rule in these host-parasite associations.

REFERENCES

Biocca, E., 1951. — On *Ancylostoma braziliense* (de Faria, 1910) and its morphological differentiation from *A. ceylanicum* (Looss, 1911). *J. Helminthol., 25* : 11-18.

Biocca, E. and P. L., LeRoux, 1957. — Subdivision del genere *Ancylostoma* (Dubini, 1843) in quattro sottogeneri. *Rendic. Acad. Naz. Lincei, Ser., 8* : 470-477.

Fukutome, S., 1970. — « Experimental Studies on Age Resistance of the host to infection with *Ancylostoma duodenale* ». *J. Kyoto Pref. Univ. Med., 79* : 75-92.

Holmes, J. C. and R., Podesta, 1968. — The helmintbs of wolves and coyotes from tbe forested regions of Alberta. *Can. J. Zool., 46* : 1193-1204.

Lichtenfels, J. R., 1980. — Keys to genera of the superfamilies Ancylostomatoidea and Diaphanocephaloidea. *In* : Anderson, R. C., A. G., Chabaud, and S., Willmott (Eds.), CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates No. 8. Farnham Royal, Bucks, England. Commonwealth Agriculture Bureaux.

Looss, A., 1911. — The anatomy and life history of *Agchylostoma duodenale* Duh. Records of the Egyptian Government, School of Medicine, Cairo *4* : 210-212, 607-608.

Okamoto, K., 1961. — An experimental study on the migration route and the development of *Ancylostoma duodenale* in pups after oral infection. *J. Kyoto Pref. Med. Univ., 70* : 135-152.

Pence, D. B. and S., Eason, 1980. — Comparison of the helminth faunas of two sympatric top carnivores from the rolling plains of Texas. *J. Parasitol., 66* : 115-120.

Rep, B. H., and D. W., Heinemann, 1976. — Changes in hookworm distribution in Surinam. *Trop. & Geogr., Med. 28* : 104-110.

Rep, B. H., J. C., Vetter and M., Eysker, 1968. — Cross breeding experiments in *Ancylostoma braziliense* de Faria 1910 and *A. ceylanicum* Looss, 1911. *Trop. Geor. Med., 18* : 48.

Rep, B. H., 1963. — On the polyxenia of the Ancylostomidae and the validity of the characters used for their differentiation. *Trop. Geogr. Med., 15* : 173-218.

Rep, B. H., 1963. — On the polyxenia of the Ancylostomidae and the validity of the characters used for their differentiation. II. *Trop. Geogr. Med., 15* : 271-316.

Samuel, W. M. S., Ramalingham and L. N., Carbyn, 1978. — Helminths in coyotes (*Canis latrans* Say), wolves (*Canis lupus* L.) and red foxes (*Vulpes vulpes* L.) of southwestern Manitoba. *Can. J. Zool., 56* : 2614-2617.

Schad, G. A., 1979. — *Ancylostoma duodenale* : maintenance through six generations in helminth-naive pups. *Exp. Parasitol. 47* : 246-253.

Schad, G. A., 1966. — Immunity, competition, and natural regulation of helminth populations. *Am. Naturalist 100* : 359-364.

Source : MNHN, Paris

SETASUBAN, P., 1975. — Comparative morphology of genital cones of the genus *Ancylostoma* Dubini, 1843. *Southeast Asian J. Trop. Med. Publ. Hlth. 6* : 230-234.

SETASUBAN, P., 1977. — Experimental cross-breeding of *Ancylostoma tubaeforme* (Zeder, 1800) and *Ancylostoma caninum* (Ercolani, 1859). *Southeast Asian J. Trop. Med. Publ. Hlth. 8* : 190-194.

YOSHIDA, U., 1965. — *Ancylostoma kusimaense* from a dog in Japan and comparative morphology of related ancylostomes. *J. Parasitol. 51* : 631-635.

YOSHIDA, Y. and K. OKANO, 1959. — On the development of *Ancylostoma duodenale* in the unsuitable host, dogs and the infection with the larvae of *A. duodenale* obtained from these dogs, to the human body. *Jap. J. Parasitol. 8* : 386-387.

ZUIDEMA, P. J., B. H. REP and H. L. C. MEUZELAAR, 1972. — Ancylostomiasis in Dutch service men returning from Surinam. *Trop. Geogr. Med. 24* : 68-72.

DISCUSSION

WERTHEIM. — For transmission of *A. duodenale* which method do you use ; oral or percutaneous ?

SCHAD. — Oral. But sometimes up to 100 % of the larvae become arrested in their development. Perhaps percutaneous transmission is more natural.

FIG. 1. — Buccal capsule of an extreme variant of *Ancylostoma ceylanicum* showing the near equality of the size of the inner and outer teeth (× 400).

Source : MNHN, Paris

FIG. 2. — Posterior end of the male of *Ancylostoma ceylanicum*. The papillae of the genital cone are unusually prominent (× 350).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

HOST SPECIFICITY AND PHYLOGENY OF ANOPLURA[1]

BY

KE CHUNG KIM[2]

Introduction.

The Anoplura are an insect group of obligate ectoparasites living on the eutherian mammals. They inhabit the host body surface (skin-fur environment) and exclusively feed on blood. Their entire life cycle from egg to adult is spent on the single host. The eggs are attached to the hairs (except *Pediculus humanus* Linn.) where postembryonic development is completed. After hatching from the egg, the sucking louse passes through three nympal stages. Each instar usually has distinct morphological characters including definitive setal density. The nymphal instars differ in size or proportion of parts and in the development of sclerotization and chaetotaxy. The second and third instars are usually similar to the adult in general appearance.

The known distribution of the Anoplura on mammals suggests that they became parasitic on the specific host groups at the early stage of eutherian mammal phylogeny except the Insectivora and that they coevolved with their hosts. Having successfully colonized the specific group of mammals, the Anoplura have developed obligate associations with their hosts involving biological adaptations — biochemical, physiological, ecological and morphological adaptations. The host associations and specificity of the Anoplura are the result of their colonization and coevolution with the host taxa.

About 500 species of the Anoplura have been recorded from approximately 32 % of the 2,600 suspected host species in the world. They are grouped into 42 genera and 15 families. The extant diversity of the sucking lice is estimated to be more than 1,000 species when all the suspected mammals are examined (Kim and Ludwig 1978).

The sucking lice are distributed throughout the world. The Anoplura fauna is especially rich in the Ethiopean region with approximately 35 % of all known Anoplura (Ludwig 1968). They are found on all major groups of eutherian mammals except the Cetacea, Chiroptera, Edentata, Pholidota, Prohoscida and Sirenia. They are absent from the Monotremata, Marsupialia and most of the land Carnivora (Fissipedia). The Insectivora are poorly colonized by the Anoplura.

Hopkins (1949) comprehensively documented the host associations of the sucking lice on mammals. This monumental work provided the basis for subsequent analyses of host associations and specificity of the Anoplura. He established a focal point on the Anoplura-mammal associations with many interpretations and theoretical alternatives for the Anoplura distribution on mammals. On the basis of the 1949 data, Hopkins (1957) further elaborated his views and theories. Since the last symposium, no attempt has been made to update the Hopkins' data-base.

This paper is based on the taxonomic and host data collected for a monograph of the Anoplura through 1978. Obvious stragglers and contamination as well as misidentifications were not included in the analysis. The higher classification of the Anoplura developed by Kim and Ludwig (1978) has been accepted here. Taxonomic status of the three nominal genera, *Galeophthirus*, *Cuyana* and

1. Authorized on 15 April 1981 for publication as paper no. 6222 in the Journal Series of the Pennsylvania Agricultural Experiment Station. Pre-Conference draft.

2. Professor of Entomology and Curator, The Frost Entomological Museum, The Pennsylvania State University, University Park, PA 16802, U.S.A.

Source : MNHN, Paris

Lagidiophthirus, all related to *Eulinognathus*, has not been defined. The mammal classification of Anderson and Jones (1967) is accepted and followed in this paper.

This paper presents a summary of the distribution and host associations of the Anoplura on mammals. Phylogenetic and coevolutionary relationships among the Anoplura taxa with their mammalian hosts are discussed, and theoretical alternatives are offered for the host specificity of the Anoplura.

Distribution and Host Specificity of the Anoplura on Mammals.

The particular suprageneric taxa usually occur on their respective specific mammalian groups, and their distribution appears to be primary, except for the Neolinognathidae, and parts of Hoplopeuridae, Polyplacidae, and Linognathidae. Diversity relationship between the Anoplura and their mammalian hosts is summarized in Table 1.

TABLE 1. — Diversity relationships between Anoplura and mammals (up to 1978). Number of known genera and species of the world is for those families with louse infestation.

Anoplura			Infested Mammals				*Mammals of World (genus-species)
Family	Genus	Species	Order	Family	Genus	Species	
Echinophthiriidae	4	11	Pinnipedia	3	17	17	20-31
	1	1	Carnivora	1	1	1	25-70
Enderleinellidae	5	50	Rodentia	1	24	80	51-261
Haematopinidae	1	16	Artiodactyla	3	11	14	75-171
	**(1)	4	Perissodactyla	1	1	3	6-16
Hamophthiriidae	1	1	Dermoptera	1	1	1	1-2
Hoplopleuridae	5	134	Rod., Lag., Ins.	11	75	289	321-1709
(Hoplopleurinae)	2	124	Rodentia	6	65	270	270-1348
	(1)	1	Lagomorpha	1	1	3	1-14
(Haematopinoidinae)	1	7	Rodentia	2	6	14	11-34
	2	3	Insectivora	2	3	4	39-313
Hybophthiriidae	1	1	Tubulidentata	1	1	1	1-1
Linognathidae	3	56	Artiodactyla	3	31	59	62-152
	(1)	4	Carnivora	1	4	11	15-41
	1	7	Hyracoidea	1	3	11	3-11
Microthoraciidae	1	4	Artiodactyla	1	2	4	2-4
Neolinognathidae	1	2	Insectivora	1	1	4	5-28
Pecaroecidae	1	1	Artiodactyla	1	1	1	1-2
Pedicinidae	1	14	Primates	1	6	27	11-60
Pediculidae	1	4	Primates	3	6	14	16-38
Polyplacidae	8	157	Rodentia	34	89	302	354-1687
	2(1)	7	Insectivora	3	7	19	5-15
	1	6	Lagomorpha	1	3	11	8-49
	3	7	Primates	3	6	8	14-30
Ratemiidae	1	2	Perissodactyla	1	1	4	1-7
Pthiridae	1	2	Primates	2	2	2	5-9

* After Anderson and Jones (1967).
** Number in parenthesis indicates the genus already counted for the family.

The Echinophthiriidae are exclusively parasitic on aquatic carnivores, primarily the Pinnipedia. Of five recognized genera only *Latagophthirus* remains to be endemic to the Fissipedia. *Latagophthirus* is presently monotypic ; *L. rauschi* Kim and Emerson is from the river otter, *Lutra canadensis*. It is expected that *Enhydra lutris* (sea otter) harbors a species of *Latagophthirus* (Kim and

Source : MNHN, Paris

Emerson 1974). The monotypic *Echinophthirius* is widely found on the phocine Phocidae, and *Lepidophthirus* with two extant species is found on the monachine Phocidae, *Monachus monachus* and *Hydrurga leptonyx*. *Proechinophthirus* is confined to the fur seals, Arctocephalinae, of the Otariidae. *Antarctophthirus* is the most diverse taxon including six known species from a wide range of hosts throughout the Pinnipedia : Otariidae, Odobenidae, and Monachinae (Phocidae). No echinophthiriid species is synhospitalic except two species found on *Callorhinus ursinus* (northern fur seal), *Antarctophthirus callorhini* (Osborn) and *Proechinophthirus fluctus* (Ferris), which show definite microhabitat selection (Kim 1971, 1972, and 1975).

Heamatopinus (Haematopinidae) is a generalized taxon with many primitive characters, and is widely distributed on the ungulates, Artiodactyla and Perissodactyla : primarily Suidae, Bovidae and Cervidae, and Equidae, respectively. Considering the present distribution and relatively generalized morphology, the Haematopinidae were more widely distributed on the ungulates during the Tertiary period when the ungulate diversity was greater.

Microthoracius constituting the monotypic family Microthoraciidae with four known species is exclusively parasitic on Camelidae in both New and Old Worlds. The monotypic *Pecaroecus* (family Pecaroecidae) is a large, elongated louse parasitic on peccaries (Tayassuidae, Artiodactyla) in Southwestern United States and Central America.

Pediculus along with *Pedicinus* and *Pthirus* are parasites of the anthropoid Primates. *Pediculus* is found on man (Hominidae), great apes (Pongidae) and New World monkeys (Cebidae). While *P. humanus* Linnaeus and *P. schaeffi* Fehareholz are distinct, taxonomic status of other nominal species and subspecies is presently uncertain.

TABLE 2. — Host Specificity of Anoplura on Mammals.

Anoplura (families)	Total Number of Species	* Percent Specificity	Number of Louse Species with Hosts of :				
			1 specie	2 species	3 species	4 species	5 or more species
Echinophthiriidae	12	75	9	1	—	—	2
Enderleinellidae	50	66	33	9	4	1	3
Haematopinidae	20	95	19	1	—	—	—
Hamophthiriidae	1	100	1	—	—	—	—
Hoplopleuridae	134	62	83	19	17	7	8
(Hoplopleurinae)	(124)	(61)	(76)	(18)	(15)	(7)	(8)
(Haematopinoidiinae)	(10)	(70)	(7)	(1)	(2)	(—)	(—)
Hybophthiriidae	1	100	1	—	—	—	—
Linognathidae	67	66	44	15	3	4	1
Microthoraciidae	4	25	1	2	1	—	—
Neolinognathidae	2	0	—	1	1	—	—
Pecaroecidae	1	100	1	—	—	—	—
Pedicinidae	13	54	7	1	4	—	1
Pediculidae	4	75	3	—	—	—	1
Polyplacidae	173	58	101	21	15	8	28
Ratemiidae	2	50	1	—	1	—	—
Pthiridae	2	100	2	—	—	—	—
ANOPLURA (Total)	486	63	306	70	46	20	44

* % of total species that utilize a single host species.

Pthirus is a peculiar taxon with two known species and has been recognized to constitute a family, Pthiridae (Kim and Ludwig 1978). *P. pubis* Linnaeus is parasitic on man, while the second species *P. gorillae* Ewing is found on gorilla. *Pedicinus* (Pedicinidae) is exclusively parasitic on Old

Source : MNHN, Paris

World monkeys (Cercopithecidae, Primates). *Pedicinus* has some similarity to the forms of Hoplopleuridae and Polyplacidae.

The montypic *Hybophthirius* (family Hybophthiriidae) is a very distinct louse parasitic on the monotypic *Orycteropus afer* (aardvark) (Orycteropodidae, Tubulidentata) in Africa. *Hamophthirius* and *Neolinognathus*, each constituting a monotypic family, are highly specialized lice, parasitic on colugos or flying lemurs (*Cynocephalus*) (Cynocephalidae, Dermoptera) and elephan shrews (*Elephantulus*) (Macroscelidae, Insectivora) respectively. At present the affinities of these taxa are obscure.

Ratemia (family Ratemiidae) with two species is known from Equidae (Perissodactyla), of which *Equus* is the only extant genus. *Ratemia* possesses many linognathid characters.

The family Linognathidae represents a homogeneous group of Anoplura and consists of three genera, *Linagnathus*, *Solenopotes* and *Prolinognathus*. *Linognathus* is primarily parasitic on Bovidae and Giraffidae (Artiodactyla) and several species are also found on Canidae (Carnivora). *Solenapotes* parastizes Bovidae and Cervidae (Artiodactyla), while *Prolinognathus* is found exclusively on hyraxes (Procaviidae, Hyracoidea). Weisser (1975) considered the three genera monophyletic despite the remote relationships of their hosts, and suggested that protolinognathids might have colonized ancestral hyraxes secondarily through bodily contact, since the Artiodactyla used to be mostly small forms which were frequently in close contact with the Procaviidae during their evolution in Africa.

The Enderleinellidae are a homogeneous group exclusively parasitic on squirrels (Sciuridae, Rodentia), with five known genera. *Enderleinellus* is a generalized taxon widely distrihuted throughout the Sciuridae, and *Werneckia* is found on African squirrels, primarily *Parazerus*. The three other genera, *Microphthirus*, *Phthiruncuhis* and *Atopophthirus*, are highly specialized and parasitic on flying squirrels (Petauristinae). *Microphthirus* is the parasites of the North American flying squirrel (*Glaucomys*) and *Phthiruncuhis* is found on the giant flying squirrels (*Petaurista*) in tbe Oriental region.

The Hoplopleuridae, the second largest family, is parasitic on a wide range of hosts including rodents, pikas, moles and shrews. *Hoplopleura* is widely distrihuted throughout the Rodentia and pikas (Ochotonidae, Lagomorpha). The diversity is concentrated on the muroid rodents such as Cricetidae and Muridae. *Pterophthirus* is parasitic on the hystricomorph Rodentia, primarily Echimyidae and Caviidae. These two genera constitute the suhfamily Hoplopleurinae. The subfamily Haematopinoidinae consists of *Anoistroplax*, *Haematopinoides*, both found on the Insectivora, and *Schizophthirus*, which is parasitic on dormice (Gliridae) and jumping mice (Zapodidae). *Ancistroplox* is parasitic on shrews (Soricidae), while *Haematopinoides*, a monotypic genus is exclusively found on moles (Talpidae).

The Polyplacidae, the largest family, is a diverse group of the Anoplura parasitic on a wide range of mammals, the Rodentia, Lagomorpha, Insectivora, and prosimian Primates. The taxonomic relationships of the polyplacid genera are still confusing and very difficult to assess at present. *Polyplax* is primarily parasitic on two myomorph rodents, Cricetidae and Muridae and shrews (Soricidae). The monotypic *Proenderleinellus* is found on *Cricetomys* (Muridae) in central and western Africa. *Fahrenholzia* is primarily parasites of the Heteromyidae in western North America and Central America.

Neohaematopinus is primarily parasitic on the Sciuridae. Two species, *N. inornatus* (Kellogg and Ferris) and *N. neotomae* Ferris, are known from *Neotoma* (Cricetidae) in North America and *N. chlorotalpae* (Benoit) known from an insectivoran *Chlorotalpa leucorhina* (= *C. stuhlmanni*) (Chrysochloridae) in Central Africa. *Alenapthirus* was first recognized by Benoit (1969) with *A. spinosissimus* Benoit from *Tamiscus vulcanorum* in Central Africa. Recognition of *A. spinosissimus* was based on the third nymphal instars which were being molted. The adults of *Alenapthirus* are typically very similar to *Neohaematopinus*, while the nymphs are of hoplopleurid type with ventral tubercles on head, antennae and coxae.

Eulinognathus is parasitic on many different groups of rodents, *Pedetes* (Pedetidae) and Bathyergidae (mole rats) in central and southern Africa, *Hypogeomys* in Madagascar and *Lophiomys* in Africa (both in the Cricetidae), Dipodidae in northern Africa, Asia Minor, and northern Arabia eastward through southern Russia and Turkestan to Mongolia and northeastern China, *Ctenomys* (Ctenomyidae), and Chinchillidae in South America. Related to this genus, *Lagidiophthirus* and *Cuyana* are

Source : MNHN, Paris

known from *Lagidium* (Chinchillidae) in South America, and *Galeophthirus* from *Galea* (Caviidae). Taxonomic status of these genera related to *Eulinognothus* is not clarified at present.

Ctenophthirus and *Scipio* are ahherrant taxa parasitic on the hystricomorph Rodentia. *Ctenophthirus*, a highly specialized montypic genus, is found on *Cercomys* (Echimyidae) in South America, but *Scipio* is parasitic on African hystricomorphs, *Thryonomys* (Thryonomyidae) and *Petromus* (Petromyidae). *Haemodipsus* is endemic to the Lagomorpha (Leporidae). The known species of *Haemodipsus* are distributed in the Holarctic region and Africa.

Sathrax and *Docophthirus* are successful colonizers of tree shrews (Tupaiidae, Insectivora) in southeastern Asia. *Sathrax* is found on *Tupaia*, while *Docophthirus* is from *Anathana*. There are three highly specialized taxa on the prosimian Primates : *Lemurphthirus* on Lorisidae, *Lemurpediculus* on Lemuridae, and *Phthirpediculus* on Indridae. Their taxonomic relationships to typical polyplacids are not clear.

LITERATURE CITED

Anderson, S. and J., Knox Jones, 1967. — *Recent Mammals of the World : A Synopsis of Families*. The Ronald Press Comp., N.Y. 453 p.

Benoit, P. L. G., 1969. — Anoplura recueillis par le Dr. A. Elbl au Ruwanda et au Kivu (Congo). *Rev. Zool. Bot. Afr. 80* : 97-120.

Hopkins, G. H. E., 1949. — The host-associations of the lice on mammals. *Proc. Zool. Soc. London 119* : 387-604.

Hopkins, G. H. E., 1957. — The distribution of Phthiraptera on mammals. Prem. Symp. specif. parasit. d. parasites d. Vertébrés. *Internatl. Union Biol. Sci. Ser. B, 32* : 7-14.

Kim, K. C., 1971. — The sucking lice (Anoplura : Echinophthiriidae) of the northern fur seal ; description and morphological adaptation. *Ann. Ent. Soc. Amer. 64* : 280-92.

Kim, K. C., 1972. — Louse populations of the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Am. J. Vet. Res. 33* : 2027-36.

Kim, K. C., 1975. — Ecology and morphological adaptation of the sucking lice (Anoplura : Echinophthiriidae) on the northern fur seal. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 169 : 504-15.

Kim, K. C., 1977. — *Atopophthirus emersoni*, new genus and new species (Anoplura : Haloplopleusidae) from *Petaurista elegans* (Sciuridae, Rodentia), with a key to the genera of Enderleinellinae. *J. Med. Ent. 14* : 417-20.

Kim, K. C. and K. C., Emerson, 1974. — *Latagophthirus rauschi*, new genus and new species (Anoplura : Echinophthiriidae) from the river otter (Carnivora : Mustelidae). *J. Med. Ent. 11* : 442-46.

Kim, K. C. and H. W., Lunwig, 1978. — The family classification of the Anoplura. *Syst. Entomol. 3* : 249-84.

Kim, K. C., C. A., Repenning and G. V., Mooredohn, 1975. — Specific antiquity of the sucking lice and evolution of otariid seals. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer, 169 : 544-49.

Lunwig, H. W., 1968. — Zahl, Vorkommen und Verbreitung der Anoplura. *Z. Parasitenk. 31* : 254-65.

Weisser, C. F., 1975. — A monograph of the Linognathidae, Anoplura, Insecta (excluding the genus *Prolinognathus*). Doctoral Dissertation, Univ. Heidelberg, Zool. Inst., Heidelberg, Germany.

DISCUSSION

Lavocat. — Les Polyplacidae, et en particulier le genre *Polyplax* sont parasites de différents groupes de Rongeurs. Trouve-t-on le même genre en Afrique et en Amérique du Sud ?

Kim. — There are two genera, but they are closely related.

Lavocat. — Comment expliquez-vous cette distribution ? Elle pourrait être la preuve de relations entre les Rongeurs sud-américains et africains. Le genre présente-t-il une distribution holarctique ?

Kim. — Well, this is not really clear, we must work more on this.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

HOST-PARASITE RELATIONS AND EVOLUTION OF THE METASTRONGYLOIDEA (NEMATODA)

BY

R. C. Anderson

General

The Metastrongyloidea is a ratber small nematode superfamily of the Strongylida consisting of about 180 species classified into about 45 genera and 7 families (Anderson, 1978). The superfamily is, like the Ancylostomatoidea, confined to mammals. Metastrongyloids are commonly associated with the respiratory system and this has led to the name "lungworms". Some genera, however, are associated with lymph or blood vessels far removed from the lungs and a few genera occur in nasal sinuses and Eustachian tubes. Typically, however, larvae leave the host via the bronchial escalator and the alimentary tract.

Host distribution

Metastrongyloids are most diverse in Artiodactyla (13 genera), Carnivora (14), marsupials (7) and Cetacea (Odontoceti) (6). A few genera are restricted to insectivores (5), rodents (3) and primates (10.) Lagomorpha share a genus (*Protostrongylus*) with artiodactyls. Obviously absent as hosts are such major groups as Chiroptera, Edentata, Mysticeti, Proboscidea, Hyracoidea and Perissodactyla. There is considerable evidence many lungworms exhibit a high degree of host specificity in the final host.

Metastrongylidae : The family contains only *Metastrongylus* found in Suidae. No species is reported from Tayassuidae and Hippopotamidae. In this genus the six primitive lips are fused into lateral trilobed structures and the first-stage larva remains in a thick-sbelled egg until ingested by terrestrial oligochaetes which serve as intermediate hosts.

Protostrongylidae : The family contains some 12 closely related genera distributed among Bovidae, Cervidae and Antilocapridae ; it is unrepresented in Giraffidae, Tragulidae and Camelidae. The most distinctive features of the group are the complex gubernaculum and telamon (Boev, 1975). Almost balf (29) of the known species of the Protostrongylidae fall within the genus *Protostrongylus*. In addition, the latter is the only genus with species in lagomorphs. The family basically parasitizes ruminants and apparently has secondarily adapted to lagomorphs.

Crenosomatidae : The family includes five closely related genera in the bronchi of insectivores and carnivores, the nasal sinuses of marsupials (*Didelphis*) and the bronchi and veins of pinnipeds.

Angiostrongylidae : The Angiostrongylidae has about 16 genera and approximately 48 species with a wide geographic distribution in marsupials, insectivores, carnivores and rodents. The group requires more study. It includes a number of tiny species, difficult to extricate from the host and difficult to study. There is, tberefore, much room for differences of opinion as to affinities and the status of genera.

Source : MNHN, Paris

The six primitive lips are highly developed in some genera in marsupials and insectivores (*Madangiostrongylus, Didelphostrongylus, Heterostrongylus*) and we suspect these are primitive. However, *Filostrongylus* and *Marsupostrongylus* of Australian marsupials have greatly reduced lips and obvious affinities to forms in insectivores, rodents and carnivores (Spratt, 1979). The group seems so discontinuous in morphologic detail that one wonders if many forms remain to be discovered.

There is within the Angiostrongylidae, an obvious tendency towards bursal reduction leading to such genera as *Madafilaroides* of insectivores (*Tenrec*) and *Andersonstrongylus* of mustelids which link the family to the abursate Filaroididae.

Filaroididae : The family contains three genera in which the bursa is atrophied (Webster, 1978). *Filariopsis* of primates retains vestigal rays but even these vestiges are lost in *Oslerus* of canids and felids and *Filaroides* mainly of terrestrial carnivores and pinnipeds. The family has obviously been derived from ancestors resembling some present day Angiostrongylidae (see Dougherty, 1949). That the family is extremely ancient is indicated by the fact that species of *Filaroides* occur in Australian marsupials (Spratt, 1979).

Skrjabingylidae : The family is represented by the single genus *Skrjabingylus* with about six species found in frontal sinuses of Mustelidae. The skrjabingylids seem to be an ancient remnant group which has survived by isolating itself in a special site in the host leaving the lungs to forms represented by the Angiostrongylidae and Filaroididae.

Pseudaliidae : The Pseudaliidae, with 7 genera and about 23 species is restricted to the toothed whales (*Odontoceti*) with the exception of *Stenuroides* of Viverridae (*Herpestes*) (Arnold and Gaskin, 1975). The group displays profound bursal modification, including, unique fusion of rays.

Life cycles

The metastrongyloids are basically heteroxenous. Most life cycles studied show that terrestrial gastropods are intermediate hosts in which development to the third infective stage takes place. Exceptions are (1) *Metastrongylus* of swine which utilizes earthworms ; (2) *Filaroides* (*Parafilaroides*) *decorus* of Otariidae which utilizes coprophagous fish ; and (3) certain highly specialized Angiostrongylidae (e.g. *Andersonstrongylus*) and Filaroididae (e.g. *Filaroides hirthi, Oslerus osleri*) in which first-stage larvae are infective. We assume the absence of heteroxenity is a secondarily acquired feature and that heteroxenity is basic and primitive in lungworms because of its widespread occurrence throughout the various families (life cycles of Pseudaliidae are unknown, however).

Heteroxenity within lungworms is of three types.

Type I : The intermediate host is an essential item in the diet of the final host. This is probably the primitive mode of transmission. It is probably found mainly among lungworms of insectivores, rodents and a few of the smaller carnivores.

Type II : The intermediate host is accidently ingested with food of the final host. This mode of transmission depends upon the host consuming large quantities of ground vegetation. This type of transmission occurs among lungworms of ruminants and lagomorphs.

Type III : A paratenic or transport host is placed between the intermediate and final hosts. The paratenic host feeds on gastropods and is itself a consistent part of the diet of the final host. Paratenesis is undoubtedly a common feature of lungworms of terrestrial carnivores. It may also be a feature of the transmission of the Pseudaliidae although some form of Type I mode of transmission may also occur.

There is a striking similarity in development of metastrongyloids in the intermediate host, regardless of the taxonomic position of various species. For example, the infective stage has a buccal cavity which is immediately distinctive of the metastrongyloids. This raises the possibility that heteroxenity is extremely ancient in the group and that there are genuine affinities between lungworm families even though evolution has often brought about some rather radical changes in adult forms.

Source : MNHN, Paris

Paratenesis involves the ability of infective larvae to withstand defence mechanism which would normally overcome parasites in other than the final host. In the metastrongyloids, paratenesis must have had a considerable period of evolution. It would arise in response to shifts in food preferences of final hosts from molluscs to prey vertebrates which themselves continued to consume gastropods consistently e.g. certain insectivores, rodents, reptiles and amphibians. It was probably crucial for the survival of many groups of lungworm during the radiation of carnivores from unspecialized ancestors. Initially, larvae in secondary hosts would tend to be overcome in the tissues. Some larvae would survive, however, and he passed to the definite host. In this way a process of selection could become established leading to strains of parasites capable of surviving as infective larvae for increasingly prolonged periods in secondary hosts. The evolution of paratenesis would have gone hand in hand with the specialization of predacious hosts until transmission would normally he achieved through this mechanism.

The consequences of heteroxenity

Metastrongyloids departed from the stem which gave rise to other hursate superfamilies by (1) colonizing an organ system not utilized extensively by the ancestors of the Trichostrongyloidea, Strongyloidea and the Ancylostomatoidea and (2) by developing heteroxenity which tied transmission closely to feeding behaviour of the host. We presume that ancestors of lungworms were once widespread in ancient unspecialized omnivorous mammals which utilized terrestrial invertebrates as food, including molluscs and earthworms.

The development of heteroxenity probably had momentous consequences for lungworms. It would have led to the extinction of many groups in mammals which developed certain specialized feeding habits. It would have allowed for the development of paratenesis and adapted some lungworms to more specialized hosts (e.g. many modern carnivores). It would have allowed some groups to adapt to some strictly aquatic mammals, something the monoxenous hursate superfamilies never achieved:

The absence of lungworms in many major mammalian groups may he related to the highly specialized feeding patterns which evolved within mammals. For example, it is scarcely surprising to find lungworms absent in Chiroptera, Proboscidea, Giraffidae and Edentates. Horses are, in contrast to many Bovidae, extremely particular in their feeding habits and are unlikely to ingest gastropods with their food. Such peculiarities might have eliminated lungworms from some major groups of mammals.

Nematodes of strictly aquatic vertebrates are rarely monoxenous ; a few exceptions are found among oxyuroids of tadpoles which congregate in sballow water making contaminative transmission and monoxenity feasible (Adamson, 1981). We assume, therefore, that lungworms had a terrestrial origin and heteroxenity and later paratenesis evolved under terrestrial conditions. Parasites which developed heteroxenity and paratenesis under terrestrial conditions could have adapted to aquatic systems with their hosts provided a high degree of specificity had not yet evolved. The adaptation to aquatic intermediate and paratenic hosts in the food chain of the final host would ensure their survival. We helieve this accounts for the presence of lungworms in certain Pinnipedia and Cetacea. Monoxenous parasites could never make this transfer and are therefore absent in strictly aquatic mammals.

Evolution of Otariidae and Phocidae from terrestrial carnivores (Repenning, 1980) explains the presence of *Filaroides* (*Parafilaroides*) in hoth families (Dailey, 1975). Ancestors of these lungworms probahly occurred widely in terrestrial carnivores hefore the appearance of the Pinnipedia ; *Filaroides* (*Filaroides*) and related genera are widespread in modern carnivores, especially mustelids and canids. Thus, although the ancestry of otariids and phocids may differ (Repenning, 1980), their lungworms may have had a common origin.

Altbough *Otostrongylus* (Crenosomatidae) is found only in Phocidae, allied genera (*Crenosoma*

Source : MNHN, Paris

and *Troglostrongylus*) are common in mustelids, ursids, felids and procyonids, again showing links between pinnipeds and terrestrial carnivores.

The Pseudaliidae is unquestionably extremely ancient. The occurrence of one genus in Viveridae suggests a relationship between Odontoceti and carnivores but it is more likely a matter of convergence. The ancestors of pseudaliids probably occurred in the terrestrial ancestors of the cetaceans. Pseudaliids have probably persisted because more modern competitors could not arise in the strictly aquatic niche taken up by their hosts. Elucidation of the life cycles of the pseudaliids may help to explain their apparent absence in the Mysticeti. One suspects that food habits of these cetaceans (Gaskin, 1976) may be involved.

Acknowledgements

Dr. D. E. Gaskin, Dr. D. M. Lavigne and Dr. K. Ronald, University of Guelph, provided helpful information on marine mammals for which I am grateful.

REFERENCES

Adamson, M. L., 1981. — Development and transmission of *Gyrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) (Pharyngodonidae Oxyuroidea). *Can. J. Zool. 59* : 1351-1367.

Anderson, R. C., 1978. — Key to genera of the superfamily Metastrongyloidea (C.I.H. Key to the Nematode Parasites of Vertebrates. ed. R. C. Anderson, A. G. Chabaud and S. Willmott). Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England.

Arnold, P. W. and Gaskin, D. E., 1975. — Lungworms (Metastrongyloidea : Pseudaliidae) of harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L., 1758). *Can. J. Zool. 53* : 713-735.

Boev, S. N., 1975. — Principles of nematology, edited by K. M. Ryzhikov, Vol. XXV. Protostrongylidae. Moscow, U.S.S.R., Izdatel' stvo « Nauka ». [in Russian].

Dailey, M. D., 1975. — The distribution and intraspecific variation of helminth parasites in pinnipeds. In Biology of the Seal. Proc. of symposium held in Guelph, Can. Aug. 14-17. Ed. K. Ronald and S. W. Mansfield. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 169 : 338-352.

Dougherty, E. C., 1949. — The phylogeny of the nematode family Metastrongylidae Leiper, 1909 : a correlation of host and symbiote evolution. *Parasitology, 39* : 222-234.

Gaskin, D. E., 1976. — The evolution, zoogeography and ecology of the Cetacea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 14* : 247-346.

Repenning, C. A., 1980. — Warm-blooded life in cold ocean currents. Following the evolution of the seal. *Oceans, 13* : 18-24.

Spratt, D., 1978. — A taxonomic revision of the lungworms (Nematoda : Metastrongylidae) of Australian marsupials. *Aust. J. Zool. Suppl. Ser. No. 67* : 1-45.

Webster, W. A., 1978. — The resurrection of *Filariopsis* (van Thiel, 1926) (Metastrongyloidea : Filaroididae) for filaroidid lungworms from primates. *Can. J. Zool. 56* : 369-373.

DISCUSSION

Wertheim. — Have enough animals been examined to be sure lungworms are absent in some of the groups you mentioned ?

Anderson. — Lungworms are often pathogenic and it is doubtful if they have been overlooked in such groups

Source : MNHN, Paris

as giraffes and horses. Also, they should be easy to find in hats. Still, it is possible that some species have been overlooked in some groups mentioned.

Euzet. — Dans le cycle de ces Nématodes, quel est l'hôte primitif ? Pensez-vous que le cycle évolutif des ancêtres des Métastrongylides s'effectuait entièrement chez les Mollusques ?

Anderson. — No. I agree with M. Chabaud that the intermediate host is a recent acquisition. Otherwise it would be impossible to account for the affinities of the bursate superfamilies. The agreement that the lack of specificity in the mollusc intermediate host indicates a recent association may not be valid because it might be biologically advantageous to have a wide range of intermediate hosts rather than a narrow range.

Schad. — Now that we know of three species of metastrongyles infective in the first-stage is it not possible that other species which we believe require an intermediate host might not require it ? It seems that since the work of Hobmaier it has been assumed that the third stage in the molluscs is the infective stage.

Anderson. — Yes. I suppose a few other examples will be found. However such life cycles must be atypical. They occur as far as we now known only in very specialized Angiostrongylidae and Filaroididae. We must keep an open mind but such life cycles depart from the rule of the third infective stage in the secernenteans and I think we are justified in regarding them as atypical.

Mas-Coma. — In our studies on small mammals we have seen that some metastrongyloids are only found in specific hosts (e.g. *Stefanskostrongylus soricis* in *Sorex minutus* in Europe, *Gallegostrongylus ibicensis* in *Mus* on the island of Ibiza). Do you think metastrongyloids are so specific in the sense of a specificity *sensu stricto* (biochemical of physiological) as to be able to distinguish between species of the same host genus or proximal host genera, or is it a result of differences in host diet ?

Anderson. — We require much more experimental evidence to be sure. My own impression is that the lungworms of mustelids, for example, are highly host specific in the physiological sense.

Sprent. — Your group would seem to lend itself, because of their location in the host, to surgical transfer to determine whether their apparent specificity has a physiological or biochemical basis. For example, you could transfer *Skrjabingylus* from a skunks sinuses to a civet-cat's sinuses and observe its behaviour and growth in different hosts. Has any work been performed along these lines ?

Anderson. — Very little. We know that normally skrjabingylids reach the sinuses by migrating in the vertebral canal and across the brain. We also know that it is possible to infect kids with *Parelaphostrongylus tenuis* by putting the infective larvae into the peritoneal cavity. In this case the larvae are behaving as they would in the usual host. Some work has also been done with *Angiostrongylus cantonensis*. A concerted effort to study lungworms by these methods might be useful.

Kause. — You have indicated that lungworms may be highly specific in the final host but this is not necessarily true in the genus *Metastrongylus* in which the species are capable of occurring in a wider range of hosts than previously thought.

Anderson. — I was speaking generally. *Metastrongylus* is atypical in several ways. Nevertheless, I must admit that we really do not know enough about host specificity in lungworms. It is often difficult to distinguish physiological specificity from ecological specificity in the absence of experimental evidence.

Inglis. — In response to some questions you seem to have said that the parasite is " unusual " or " atypical ". Can you tell us which parasites you consider " usual " and why ?

Anderson. — I think I used the term first in reply to question about species with direct life cycles. I call these worms atypical or specialized because morphologically they have greatly reduced bursae (e.g. *Andersonstrongylus*) or are, in fact, abursate (e.g. *Osterus*, *Filaroides*). Thus, both in their morphology and life cycles, they depart from the usual pattern found in the metastrongyloids. Similarly *Metastrongylus* is a rather atypical member of the superfamily, for example in its use of earthworms as intermediate hosts.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

EVOLUTION AND SPECIFICITY OF *TRYPANOSOMA* OF MAMMALS

BY

J. R. BAKER

INTRODUCTION

Species of the genus *Trypanosoma* infect vertebrates of all major groups, but as very little is known of the host specificity of those other than the parasites of mammals, I shall restrict this paper to the latter. Seven subgenera of *Trypanosoma* infect Mammalia (Table 1 ; see ref. 1) ; most species are stenoxenous (have a restricted range of hosts ; Table 2). Notable exceptions are those causing disease in human beings — *T.* (*Trypanozoon*) *brucei* and *T.* (*Schizotrypanum*) *cruzi* — which are euryxenous (have a wide range of hosts). *T. brucei* can infect (naturally or experimentally) members of at least nine orders of Mammalia (Lagomorpha, [1] Rodentia, [1] Insectivora, [2] Chiroptera, [3] Proboscidea, [1] Perissodactyla, [1] Artiodactyla, [1] Carnivora, [1] Primates [1]) as well as Aves (*Gallus domesticus* [4]) and Reptilia (*Pseudemys* — after heat acclimatization — and *Caiman*). [5] *T. cruzi*, also, can infect a wide range of Mammalia (Marsupialia, Edentata, Lagomorpha, Rodentia, Chiroptera, Artiodactyla, Carnivora, Primates) [1] and Reptilia (experimentally) [5], but not Aves. Species of the subgenus *Nannomonas* have a less broad range of hosts ; those of the other subgenera are normally more closely restricted — often (e.g. *T. lewisi*) to members of a single genus.

A parasitic taxon with a wide host range may either (i) contain one (or more) euryxenous lower taxa, or (ii) contain many stenoxenous species, each infecting one or a few host genera. The former condition (i), exemplified among trypanosomes by the subgenus *Trypanozoon*, suggests recent evolutionary association — without sufficient time having elapsed for the development of physiological specializations leading to strict stenoxeny ; the latter (ii), seen, for example, in the subgenus *Megatrypanum*, suggests association of longer duration, and co-evolution, with a group of hosts. The subgenera *Herpetosoma* and *Schizotrypanum* probably also belong to category (ii), though as each contains mainly stenoxenous species with hosts in at most a few eutherian orders, they probably originated rather later than, for example, *Megatrypanum* (different, stenoxenous species of which infect Monotremata, Marsupialia and almost all eutherian orders). Morphological uniformity seems to be associated with stenoxeny — most constituent species of the subgenera *Megatrypanum*, *Herpetosoma* and *Schizotrypanum* are, within each subgenus, morphologically very similar. This contrasts with the morphological heterogeneity of salivarian subgenera. Other factors support the conclusion that euryxenous species of *Trypanosoma* may be evolutionarily relatively recent. (1) It is generally believed that pathogenicity of a parasite to a particular host often indicates a comparatively new relationship, insufficient time having elapsed for the necessary mutually beneficial adjustments to be made. The subgenus *Trypanozoon* contains very euryxenous species and is pathogenic to many hosts ; whereas the subgenus *Megatrypanum* contains many stenoxenous species, none of which (probably) is normally pathogenic. [1] (2) *Trypanozoon*, containing the most euryxenous species, is the least efficient at infecting *Glossina* ; this has been interpreted as indicating relatively recent association between the two. *Nannomonas* occurs naturally in hosts belonging to only four orders of Ferungulata, but can infect a higher proportion of *Glossina*. *Duttonella*, the least euryxenous (hosts in two ungulate orders only), can infect a still higher proportion. Unfortunately for this argument, the monospecific subgenus *Pycnomonas*,

Source : MNHN, Paris

with hosts restricted to the family Suidae, appears (though little studied) to be capable of infecting only a small proportion of its vector species of *Glossina*. [1]

Each subgenus will now be considered in a little more detail.

TABLE 1. — Species of the genus *Trypanosoma* occurring in mammals.

Subgenus		Species
Megatrypanum		*heybergi, megadermae, melophagium, theileri,* et alia
Herpetosoma		*lewisi, musculi, rangeli* et alia
Schizotrypanum		*cruzi* (subspecies *cruzi* and *marinkellei*), *dionisii, vespertilionis*
Trypanozoon *Nannomonas* *Duttonella* *Pycnomonas*	(see note)	*brucei, equinum, equiperdum, evansi* *congolense, dimorphon, simiae* *uniforme, vivax* *suis*

Note : The taxonomic status of the last four groups (the " salivarian " trypanosomes) is uncertain. It has been suggested (ref. 15) that they should be treated as distinct at the level of species only, comprising a single, new subgenus.

1. — Subgenus *Megatrypanum*.

Trypanosomes with the same general morphological facies as this subgenus are widespread amongst Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves, Monotremata, Marsupialia and most orders of Eutheria ; [1] they presumably represent the least-altered line of descent from a basal stock. Those of Mammalia constitute the subgenus *Megatrypanum*. Within the Chiroptera they have developed some different body forms (e.g., *T. heybergi*), but most still conform to the original, " primitive " facies (e.g., *T. megadermae* and two cosmopolitan species infecting Artiodactyla, *T. theileri* and *T. melophagium*). Most species are fairly, or very, stenoxenous ; nothing is known of the mechanism underlying this restriction.

TABLE 2. — Vertebrate hosts of *Trypanosoma*.

Trypanosoma subgenera	Natural Hosts		Additional experimental hosts
	Major	Minor	
Megatrypanum	Most orders of Eutheria, Marsupialia and Monotremata		—
Herpetosoma	Rodentia	Insectivora	—
	Lagomorpha	Primates ? Chiroptera ?	
Schizotrypanum	Chiroptera	Most orders of Eutheria [1] Marsupialia [1]	—
Trypanozoon	Artiodactyla	Most orders of Eutheria	Aves Reptilia
Nannomonas	Artiodactyla	Perissodactyla Proboscidea Carnivora	Rodentia [2] Lagomorpha [2] Primates [2]
Duttonella	Artiodactyla	Perissodactyla	— [2]
Pycnomonas	Artiodactyla (Suidae only)	—	—

1. *T. cruzi* only.
2. Some stocks only.
3. Rodentia and Lagomorpha sometimes, with serum supplement.

Source : MNHN, Paris

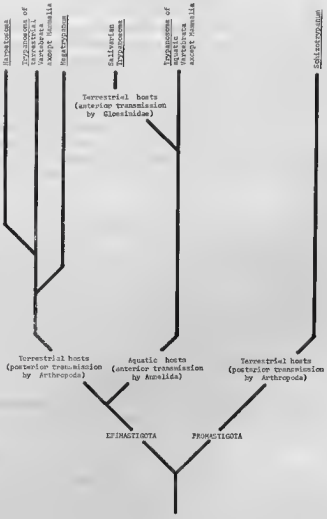


FIG. 1. — Evolutionary dendrogram of *Trypanosoma* subgenera.

2. — Subgenus *Herpetosoma*.

Most species of this subgenus infect only Rodentia ; a few are known from Lagomorpha, Insectivora, Primates (including *T. rangeli*, a non-pathogenic parasite of *Homo sapiens*) and, douhtfully, Chiroptera. [1] Apart from *T. rangeli*, strict stenoxeny seems to be the rule. For example, *T. lewisi*, a cosmopolitan parasite of *Rattus* spp., can apparently infect no other vertebrate genus — not even *Mus* ; nor can *T. musculi*, from *Mus*, infect *Rattus*. However, the host-restriction of *T. lewisi* can be broken experimentally by concurrent inoculation to mice of donor host's (*Rattus*) serum and trypomastigotes. [1,6] It has been suggested that the serum provides a necessary growth factor [1] (see below, *T. vivax*). Presumably this subgenus became associated with evolving Mammalia of the cohort Glires [7] very early, and diversified with this cohort as it evolved into Rodentia and Lagomorpha. Speciation of parasites and hosts appears to have continued more-or-less synchronously, resulting in the strict stenoxeny of each *Herpetosoma* species. These trypanosomes have undergone very little morphological change during 60-70 $\times$ 10^6 years of evolution, forming " a homogeneous subgenus... whose adult blood forms are morphologically indistinguishable... ". [1] Almost all are transmitted by Siphonaptera, [8] insects which appear to have evolved largely in parallel with their mammalian hosts and are often as specific as the trypanosomes.

Source : MNHN, Paris

3. — Subgenus *Schizotrypanum*.

Apart from an unsubstantiated record from *Mus musculus* in Egypt,[8] only *T. cruzi cruzi* has been reliably recorded from hosts other than Chiroptera.[9] The subgenus is peculiar in having an obligate intracelluiar reproductive phase within its vertebrate host, and may be evolutionarily rather distant from other *Trypanosoma*[10] (Fig. 1). All species of *Schizotrypanum* are morphologically very similar, forming a homogeneous subgenus essentially associated with Chiroptera, presumably for a long time. Its evolution has been morphologically conservative, speciation consisting of physiological adaptation to life in the concurrently evolving Chiroptera. The consequent specializations are reflected in biochemical changes — base ratios of nuclear and kinetoplastic DNA (indicated by differences in buoyant density), electrophoretic mobilities of certain isoenzymes,[11,12] and antigenic structure.[13] Probably the aberrant euryxeny of *T. c. cruzi* is a secondary character acquired relatively late in evolutionary history.

4. — Subgenus *Trypanozoon*.

This and the other salivarian subgenera may have arisen relatively recently from trypanosomes parasitic in African Reptilia such as *Crocodilus niloticus*.[5] The importance of Artiodactyla in the ecology of *Trypanozoon* species, and the general lack of pathogenicity to these Mammalia of *T. brucei* at least, suggest that Artiodactyla may have been the mammalian group originally invaded. The occurrence of a separate subspecies (*T. brucei elephantis*) in *Loxodonta africanus* (elephant),[1] if substantiated, may indicate an association before Proboscidea, Artiodactyla and Perissodactyla had diverged.

5. — Subgenus *Nannomonas*.

The origin of this subgenus was probably similar to that of *Trypanozoon*; as suggested above, it may be evolutionarily older, being less euryxenous and better able to infect its vector host.[1]

6. — Subgenus *Duttonella*.

The range of hosts is yet more restricted (to Artiodactyla and Perissodactyla).[1] Perhaps the subgenus originated similarly to, but earlier than, *Nannomonas* and *Trypanozoon*. The mechanism underlying the host restriction is not fully understood. However, a few isolates of *T. vivax* can infect laboratory Rodentia or Lagomorpha if repeatedly passaged in these hosts with added ovine serum;[1] after a varying number of passages, the acquired infectivity may be retained without serum supplementation. Host serum proteins are bound to the exterior of the plasmalemma of *T. vivax*,[14] and may provide some essential growth factor(s), serve as an immunological disguise, or act in some other way (compare *T. lewisi*).

7. — Subgenus *Pycnomonas*.

The restriction of this subgenus to Suidae[1] suggests a lengthy evolutionary association with this group in Africa and possibly also implies early divergence of Suidae from other ungulates. The mechanism of the host-restriction has not been studied.

Conclusions

Regrettably, the trypanosomes do not shed much light on mammalian evolution. The distribution of subgenus *Megatrypanum*, and that of the morphologically similar species parasitizing Aves, Reptilia, Amphibia, Teleostei and Elasmobranchii, does no more than indicate a relationship between these vertebrate groups. The almost total restriction of *Schizotrypanum* to Chiroptera is

Source : MNHN, Paris

also of no help ; nor is the euryxeny of species of *Trypanozoon* or the stenoxeny of *T. (Pycnomonas) suis*. The association, in general terms, of *Nannomonas* and *Duttonella* with Artiodactyla and Perissodactyla, merely emphasizes the affinity between these ungulate groups. Some illumination can, perhaps, be obtained from the distribution of the many, strictly stenoxenous species of *Herpetosoma* ; their homogeneity, and concentration among Rodentia and Lagomorpha, supports the close relationship between these two orders which form the cohort Glires. And the natural occurrence of a few other species of *Herpetosoma* in hosts belonging to the orders Insectivora and Primates (and possibly Chiroptera) may reflect a relationship between these groups (Unguiculata) and the Glires, all of which are considered to have retained many of the "original characteristics of the mammalian type." [7]

REFERENCES

1. Hoare, C. A. (1972). — *The trypanosomes of mammals*. Oxford & Edinburgh : Blackwell Scientific Publications.
2. Seed, J. R. & Hall, J. E., 1980. — A review of the use of *Microtus montanus* as an applicable experimental model for the study of African trypanosomiasis. *Annales de la Société belge de Médecine tropicale*, **60** : 341-348.
3. Woo, P. T. K. & Hawkins, J. D. (1975). — Trypanosomes and experimental trypanosomiasis in East African bats. *Acta Tropica*, **32**, 57-64.
4. Joshua, R. A., White, R. G. & Herbert, W. J. (1978). — *Trypanosoma brucei* infection in domestic chicken. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **72**, 643.
5. Woo, P. T. K. (1970). — Origin of mammalian trypanosomes which develop in the anterior station of blood-sucking arthropods. *Nature, London*, **228**, 1059-1062.
6. Molyneux, D. H. H. (1976). — Biology of trypanosomes of the subgenus *Herpetosoma*. *In* Lumsden, W. H. R. & Evans, D. A. (eds), *Biology of the Kinetoplastida*, vol. 1, pp. 285-325. London, New York, San Francisco : Academic Press.
7. Young, J. Z. (1950). — *The life of vertebrates*. Oxford : Clarendon Press.
8. Fahmy, M. A. M., Abdel-Rahman, A. M. & Khalifa, R. (1978). — *Trypanosoma (Schizotrypanum) assiutis* sp. nov. from the house mouse *Mus musculus*, with a comparative study on *Trypanosoma (Schizotrypanum) vespertilionis* of the Egyptian bat *Vesperugo kuhli*. *Parasitology*, **77**, 249-254.
9. Marinkelle, C. J. (1976). — Biology of the trypanosomes of bats. *In* Lumsden, W. H. R. & Evans, D. A. (eds), *Biology of the Kinetoplastida*, vol. 1, pp. 175-216. London, New York, San Francisco : Academic Press.
10. Baker, J. R. (1974). — The evolutionary origin and speciation of the genus *Trypanosoma*. *In* Carlile, M. J. & Skehel, J. J. (eds), *Evolution in the microbial world* (Symposia of the Society for General Microbiology, volume 24), pp. 343-366. Cambridge University Press.
11. Baker, J. R., Miles, M. A., Godfrey, D. G. & Barrett, T. V. (1978). — Biochemical characterization of some species of *Trypanosoma (Schizotrypanum)* from bats (Microchiroptera). *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **27**, 483-491.
12. Baker, J. R. & Miles, M. A. (1979). — *Trypanosoma (Schizotrypanum) dionisii breve* n. subsp. from Chiroptera. *Systematic Parasitology*, **1**, 61-65.
13. Sobia, C. A. & Dusanic, D. G. (1975). — Comparative studies of *Trypanosoma vespertilionis* Battaglia and *Trypanosoma dionisii* Bettencourt & França. *Journal of Protozoology*, **22**, 509-513.
14. Vickerman, K. & Preston, T. M. (1976). — Comparative cell biology of the kinetoplastid flagellates. *In* Lumsden, W. H. R. & Evans, D. A. (eds), *Biology of the Kinetoplastida*, vol. 1, pp. 35-130. London, New York, San Francisco : Academic Press.
15. Anonymous (1978). — Proposals for the nomenclature of salivarian trypanosomes and for the maintenance of reference collections. *Bulletin of the World Health Organization*, **56**, 467-480.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

GARNHAM. — You have not discussed the intermediate host. One species, *Trypanosoma rangeli*, is most unusual in that it occurs in a Reduvid in which it is quite pathogenic.

BAKER J. — Yes, this is a "rogue" species and it may have recently acquired this vector.

LAVOCAT. — One genus, *Herpetosoma*, occurs in lagomorphs and rodents.

BAKER J. — *Herpetosoma* may have evolved in Glires.

LAVOCAT. — A Paleocene ancestor for rodents and lagomorphs is possible.

NOTES ET DISCUSSIONS SUR « ÉDENTÉS », CARNIVORES, « PINNIPÈDES » ET LEURS PARASITES

1. — TRICHOSTRONGYLOÏDES ET « ÉDENTÉS »

PAR

M.-C. DURETTE-DESSET

Tous les « Édentés », à l'exception des Bradypodidae, qui ont une éthologie les mettant à l'abri des contaminations, sont parasités par des Trichostrongyloïdes qui appartiennent au même grand groupe des Molinéides, mais à deux sous-familles différentes.

Dans l'Ancien Monde, les Pangolins sont parasités par *Trichochenia* et *Angulocirrus*, ce dernier genre se rencontrant également chez les Tuhulidentés. Ces deux genres dérivent, nous semble-t-il, du genre *Molineus*, parasite de Fissipèdes, dérivant lui-même des Molinéides parasites de Batraciens.

Dans le Nouveau Monde, Fourmiliers et Tatous sont parasités par une très riche faune appartenant à plus de dix genres, qui sont souvent communs aux deux catégories d'hôtes. Cette faune nous paraît dériver du même groupe que celui des Pholidotes de l'Ancien Monde, c'est-à-dire des Molinéides d'Amphibiens, mais, dans le cas des Xénarthres, la faune se serait constituée directement à partir de ces parasites, et non à partir de la faune parasite des Carnivores.

Pour nous, les Xénarthres et les Pholidotes ont une faune bien distincte.

2. — EXPOSÉ

2. Exposé de M. de Muizon sur les éléments paléontologiques qui mènent à l'hypothèse du polyphylétisme des Pinnipèdes : ensemble Mustelidae — Phoques — Éléphants de mer et ensemble Ursidae — Otaries — Morses.

Source : MNHN, Paris

3. — Les Pinnipèdes, monophylétiques, sont issus de Procyonidae ancestraux, et non d'Ursidae ni de Mustelidae

par

par B. Dutrillaux, J. Couturier et G. Chauvier

La cytogénétique comparée constitue l'une des méthodes les plus nouvelles permettant l'étude phylogénique des mammifères. Les potentialités de cette méthode ont été, de plus, considérablement accrues par des perfectionnements techniques très récents.

Après avoir expérimenté la méthode sur les Primates (1), nous voudrions donner, à titre d'exemple, un aperçu des résultats obtenus chez les Carnivores, dont les relations phylétiques précises avec les Pinnipèdes restent très controversées.

Ont été étudiées, par les méthodes les plus performantes, les espèces suivantes : *Mungos mungo* et *Ichneumia albicauda* (Viveridae), *Panthera pardus* et *Felis serval* (Felidae), *Nasua rufa* et *Potos flavus* (Procyonidae), *Canis lupus* et *Cyon alpinus* (Canidae), *Ursus arctos* (Ursidae) et enfin *Halichoerus grypus* (Phocidae).

Les chromosomes de ces différentes espèces ont été comparés entre eux, et avec ceux des Primates ancestraux que nous avons pu reconstituer (1), ainsi qu'avec ceux de Lagomorphes, dont nous avons pu montrer l'aspect très primitif (2).

Les résultats obtenus sont très caractéristiques, et sont résumés à la figure suivante.

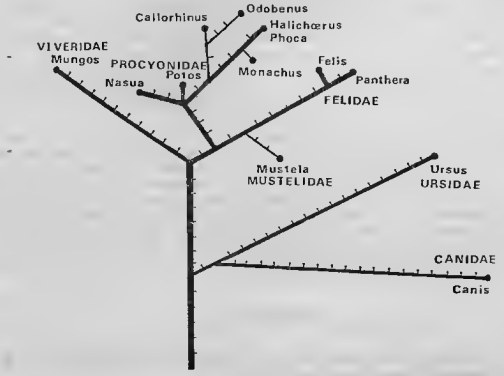


Fig. 2. — Représentation cladistique des mutations chromosomiques survenues au cours de l'évolution des Carnivores et des Pinnipèdes. Chaque trait représente une mutation. Le nombre des mutations est probablement sous-estimé pour les Canoïdes. Les lignes grasses correspondent aux résultats obtenus dans cette étude et les lignes fines aux données de la littérature, interprétées en fonction de nos résultats.

Source : MNHN, Paris

Les espèces appartenant aux Ursidae et aux Canidae ont des caryotypes très différents de celles appartenant aux autres familles précitées.

Entre Canidae, les mêmes chromosomes sont retrouvés, mais entre Canidae et Ursidae, s'il existe quelques points communs, de très grandes divergences sont apparentes. On peut donc conclure qu'il y a eu vraisemblablement un court tronc commun à tous les Canoïdes, puis que de nombreuses mutations (plus d'une quinzaine) sont survenues dans chaque branche menant aux représentants actuels de ces familles.

Entre Canoïdes et Féloïdes, très peu de similitudes chromosomiques existent, à tel point que la cytogénétique ne permet pas de rapprocher ces deux groupes.

Parmi les Féloïdes étudiés ici, les similitudes sont, au contraire, très nombreuses, les espèces ne différant les unes des autres que par un petit nombre de remaniements, ce qui nous a permis de reconstituer le caryotype de leur ancêtre commun.

Les Mustelidae, non étudiés par nous, ont déjà été en partie analysés par Fredga et Mandahl (3). Des similitudes chromosomiques sont faciles à mettre en évidence entre le genre Mustela, notamment, et les autres Féloïdes.

Des Pinnipèdes, appartenant aux Otariidae, Phocidae et Odobenidae, ont été étudiés par Arnason (4). Leurs caryotypes sont assez semblables et celui de *H. grypus*, étudié ici, s'insère parfaitement dans ce groupe.

Ces diverses comparaisons nous permettent de reconstituer, à partir du caryotype ancestral commun aux Féloïdes et aux Pinnipèdes, la séquence des mutations chromosomiques survenues au cours de leur évolution. Ainsi, une mutation est commune aux Mustelidae, Felidae, Procyonidae et Pinnipèdes. Elle isole donc d'emblée les Viveridae. Ensuite, une mutation commune aux Mustelidae et aux Felidae sépare ces derniers des Procyonidae et Pinnipèdes. Cette séparation est complétée par 3 mutations affectant les seuls Procyonidae et Pinnipèdes, créant ainsi un assez long tronc commun à ces deux groupes.

Potos flavus possède des chromosomes ancestraux, à la fois pour les autres Procyonidae et pour les Pinnipèdes.

Par l'étude chromosomique, il est donc évident qu'il n'existe aucune relation phylétique proche entre Pinnipèdes et Canoïdes, le nombre de mutations les séparant étant du même ordre de grandeur que celui séparant le caryotype de l'homme, ou de tout autre Primate, de celui du lapin.

A l'inverse, le nombre de mutations chromosomiques séparant *Potos flavus* des Pinnipèdes est extraordinairement faible, du même ordre de grandeur que celui séparant le grand du petit chimpanzé, longtemps considérés comme appartenant à une même espèce.

Si les Pinnipèdes sont di- ou polyphylétiques, leur séparation ne peut être que très récente.

Il faudrait toutefois se garder d'attribuer une trop grande valeur aux mutations chromosomiques dans la spéciation, et donc pour établir une distance absolue entre différentes espèces. Ainsi peut-on supposer que les Canoïdes ont subi une évolution chromosomique beaucoup plus rapide que leur évolution biologique en général, ce qui tendrait, dans notre schéma, à les éloigner trop des autres carnivores. Il n'empêche que la quantité des mutations communes aux seuls Feloïdes et Pinnipèdes est beaucoup trop grande pour relever d'une simple convergence, ce qui oblige à les séparer nettement des Canoïdes. D'autre part, à moins d'imaginer un hasard extraordinaire, il faut admettre que les ancêtres des Procyonidae et des Pinnipèdes ont parcouru ensemble le plus long de leur évolution.

BIBLIOGRAPHIE

(1) Dutrillaux, B. (1979) — Chromosomal evolution in primates : tentative phylogeny from *Microcebus murinus* (prosimian) to man. *Hum. Genet.*, *48*, 251-314.

(2) Dutrillaux, B., Viegas-Pequignot, E., Couturier, J. (1980). — Très grande analogie de marquage chromosomique entre le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) et les primates dont l'homme. *Ann. Génét. 23*, 22-25.

Source : MNHN, Paris

(3) Frenga, K., Mandahl, N. (1973.) — Autosomal heterochromatin in some Carnivores. *In* : Chromosome Identification, pp. 104-116. Nobel Foundation Stockholm. Academic Press. New-York and London.

(4) Arnason, U. (1977). — The relationship between the four principal pinniped karyotypes. *Hereditas 87*, 227-242.

DISCUSSION

Lavocat. — La méthode chromosomique est un élément d'information parmi tous les autres — rien de plus — on ne peut privilégier un seul élément aux dépens des autres.

Anderson. — The nematodes in general, and the Metastrongyles in particular, do not support arguments either in favour of a monophyletic or polyphyletic origin for the Pinnipeds. Perhaps the Anoploura will be more useful ?

Kim. — The louse Family Echinophtiridae is exclusively parasitic on aquatic carnivores, with 4 genera in Pinnipedia and one monospecific genus in the Fissipedia.

The wide distribution of the genus *Antarctophthirus* (six species on Otariidae, Odobenidae, Phocidae) suggests that the pinnipeds are a monophyletic group. The discovery of *Latagophthirus rauschi* Kim & Emerson on the North American river otters (*Lutra*) supports the idea that the Pinnipedia evolved from the Carnivora, altough the absence of Anoploura on land fissipeds still needs explanation.

Sea lions of the Subfamily Otariinae (Otariidae) include three genera in the Southern Hemisphere (*Phacarctos*, *Otaria*, *Neophoca*) and two in the Northern (*Eumetopias*, *Zalopus*). Both Northern and Southern sea lions harbor a single species of louse, *Antarctophthirus microchir* (Trouessart & Neumann) (see Kim *et al.* 1975). The dispersal of sea lions to the Southern Hemisphere occurred only as late as perhaps two million years ago (Repenning *et al.* 1971). The presence of *A. microchir* on Otariinae of the north and south suggests a monophyletic origin for this group. Similarly the presence of *Echinophtirius horridus* on diverse phocines, *Cystophora*, *Erignathus*, *Halichoerus*, *Pagophilus*, *Phoca*, and *Pusa*, perhaps suggests Phocinae are monophyletic.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

HOST SPECIFICITY IN ANOPLURA AND COEVOLUTION OF ANOPLURA AND MAMMALIA

ET

by H. W. Ludwig

1. — *What is host specificity ?*

Host specificity is usually defined as the ability of a parasite species to thrive successfully and permanently on a single host species only. In this case we consider it to be a narrow host specificity and regard the parasite species as being stenohospitalic. In wide host specificity (that means in eurybospitalic parasites) a parasite species may live on two or more closely related hosts.

Host specificity is usually to be found in permanent and stationary parasites. The Anoplura are considered to have a rather high degree of host specificity, though there are many exceptions.

The above mentioned definition of host specificity is not sufficient as the following discussion may show. Host specificity is to be dealt with on different levels.

Instead of taking only parasite species and host species into consideration, we may also discuss host specificity on other (higher or lower) *taxonomic levels* (tab. 1).

Table 1. — Host-parasite relationships on different taxonomic levels.

Parasite taxon	Host taxon
Order Anoplura	Subclass Placentalia
Family Pedicinidae	Family Cercopithecidae
Genus *Pedicinus*	Family Cercopithecidae
Subgenus *Neopedicinus*	Subfamily Colobinae and Tribe Cercopithecini
Species *Pedicinus (Neopedicinus) pictus*	Genus *Colobus*
Subspecies *P. (N.) pictus gambiensis*	Subspecies *Colobus badius temminckii*

On all these levels there is clearly host specificity, and we should therefore not only ask the usual question : " Why is *Pedicinus pictus* restricted to genus *Colobus ?* " but also, for instance : " Why are Pedicinidae restricted to Cercopithecidae ? "

We may further consider host specificity on microhabitat or *ecological level.*

In many cases a host species is parasitized by more than one louse species. The best known example for this is man, who harbors *Pthirus pubis* and two subspecies of *Pediculus humanus*, each of them mainly confined to a distinct region of the body. Another example is domestic cattle with three species of lice, *Linognathus vituli*, *Solenopotes capillatus* and *Haemotopinus eurysternus*. An extreme condition is shown by the South African Springbok, *Antidorcas marsupialis*. According to Weisser (1975) this host is infested by not less than six Anoplura species, five *Linognathus*, and one

Source : MNHN, Paris

Solenopotes. We may state generally, that the number of possible louse species on a host species is correlated to the number of different microbabitats or niches provided by the interactions between host and parasite. Therefore there seems to be usually (may be even always) an ecological separation on host's surface : each louse species being adapted and restricted to its special and separate ecological niche. One of the louse species of *Antidorcas marsupialis*, *Linognathus digitalis*, seems to be absolutely restricted to the interdigital fossae of it's host — a most uncommon habitat for a sucking louse.

In most cases of multiple infestation (other examples are : *Haplopleura* and *Polyplax* on Muridae, *Neohaematopinus* and *Enderleinellus* on Sciuridae) we know nothing about the ecological separation of the different louse species. We also do not know whether in the Springbok all possible louse species may live simultaneously on a single host individual. Finally, in most cases we do not know what happens when only one of the possible Anoplura species is present on a host individual : will it retain it's habitat range (as it is usually the case in human lice) (fig. 1 and 2c) or will it extend it's range occupying a bigger area (fig. 2b) or even the whole surface of host's body (fig. 2a) ?

Further research is urgently needed in the field of host specificity on ecological level. The main problems to be investigated are :

1. How is the distribution pattern on host's surface in cases of multiple infestation ?
2. What causes the niche specificity on the host ?
3. Why may the possible niche of a louse be reduced by competition with another louse species ?

There is finally a third point of view related to host specificity : host specificity on *geographic level*.

Normally a louse species infests it's host species in the total range of the latter's geographic distribution (fig. 3a). Yet this is not always true. Besides the coincidence of louse and host distribution there may also be a partial occupancy only of host's range by the louse ; the hosts in the remaining part of the range may either be free of lice (fig. 3b) or infested by another louse species (fig. 3c). Here we have to ask whether the absence of a louse species in a part of it's host's distribution is directly caused by environmental factors, for instance temperature or humidity, or whether the environment acts indirectly by changing the habitat in the host's fur.

II. — *What causes host specificity ?*

After having considered the different levels of host specificity we have now to ask for the factors causing host specificity in lice. Here again our knowledge is very scanty ; at least some of the factors I am going to mention are theoretical possibilities only — they may have or may not have a significance.

The *morphological factors* are rather obvious. A louse has to have tarsal claws that enable it to move in host's fur and to cling tightly to it. Especially the latter point is of vital importance for a louse, because the main technique of a host to get rid of it's lice is grooming by toes, teeth, tongue, and lips or scraping the body to other objects. *Haematopinus suis*, the hog louse, with claws adapted to the thick and widely spaced hairs of the pig will be completely helpless and unable to move and hold fast when transferred to the dense and thin-haired fur of a mouse. In reverse the same is true when the mouse-infesting *Hoplopleura acanthopus* is transferred to a pig.

Large lice (e.g. *Haemotopinus*, *Pecaroecus*, *Pediculus*) have all legs and their tarsal claws of the same shape and size, all of them being able to grasp firmly to a single hair of host. This is not feasible in small Anoplura ; here the middle and hind legs only (most Hoplopleuridae and Polyplacidae) or even the hind legs only (Enderleinellidae) have a tibiotarsal complex that is big enough to seize host's hair. The other legs have small tarsal claws that are only able to hook to host's hair, thus facilitating movement.

Besides thickness of hairs also their structure and texture as well as density of fur and presence of different hair types may be of influence to host specificity.

Thickness of hairs is also significant in the process of egg deposition. During egg-laying the

Source : MNHN, Paris

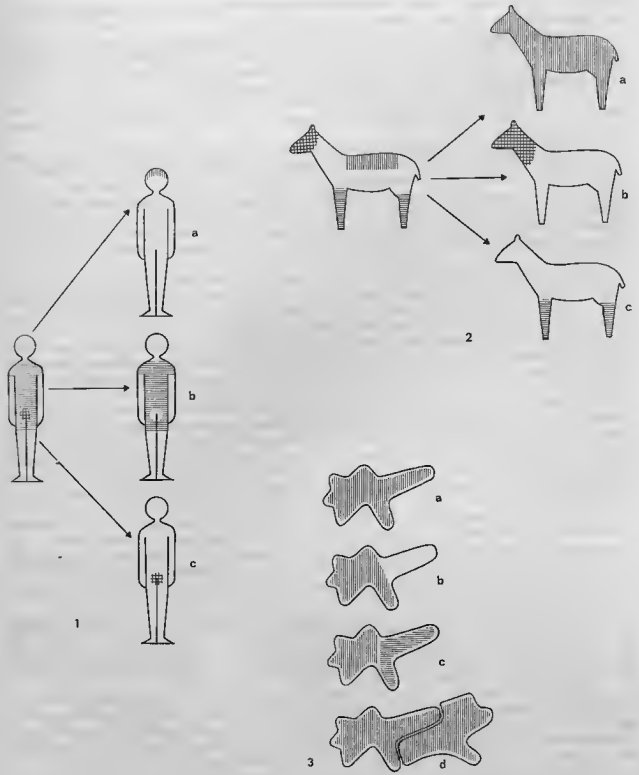


FIG. 1. — 1 : Ecological separation of human lice — a) *Pediculus humanus capitis*, b) *Pediculus humanus humanus* c) *Pthirus pubis*. 2 : Possibilities of ecological separation. 3 : Host specificity on geographic level.

Source : MNHN, Paris

female louse holds the hair to which the egg is to he glued between it's gonopods. Egg-laying is therefore impossible, when the hair is either too thick or too thin.

When two congeneric louse species infest the same host, they sometimes differ markedly in head length, as several authors have observed. A longer head seems to be correlated with longer mouthparts. Thus, this may be considered adaptations to thickness and/or structure of host's skin which indicates the occupation of different microhabitats on host's surface.

Certainly there are more morphological adaptations, but we know nothing about, for instance, the significance of size, shape, density, and arrangement of setae, scales, and other surface structures in Anoplura.

As to *physiological factors* it was long ago assumed, that the incompatibility of strange, non-specific blood is the main or even exclusive factor causing host specificity, thus considering host specificity caused by monophagy. Meanwhile we know, that this is at least not always true. As early as 1948 Culpepper succeeded in rearing body lice permanently on rabbits. In 1968 Ludwig and Thiemes could rear the hog louse, *Haematopinus suis*, and the closely related louse of the wild boar, *Haematopinus apri*, without restriction on white laboratory mice. This of course does not mean that the lice were able to live on these substitute hosts — they only could thrive on their blood as sole source of food.

Although it is repeatedly and authentically reported, that human lice refuse to suck blood in certain individuals always or at least during a short period, we could never observe a refusal of non-specific blood nor even a refusal of other fluids including aqueous dye solutions and distilled water when feeding hungry lice through an artificial membrane (Häfner & Ludwig).

There is only one case reported, that lice die immediately after having taken strange blood : *Pediculus humanus* and *Haematopinus suis* will die inside 24 hours after being fed on guinea pigs. But they do not die of poisoning but of rupture of intestine due to crystallization of the blood. Therefore mortality is not caused by a chemical but by a physical factor.

On the other hand, there are marked differences in the suitability of blood of different hosts to serve permanently as substitute food, as our experiments have shown (Ludwig 1973). The most remarkable result obtained in these experiments performed with *Pediculus humanus* and *Haematopinus suis* is the fact that suitability of blood is in no way correlated with the systematic relationship of actual and substitute host. Besides this we know nothing about the biochemical or may be even immunological and serological properties of blood of different hosts, that affect it's ability to serve as food for a louse species. Here is a profitable field for future research !

Another factor certainly influencing host specificity is the microclimate (mainly temperature and humidity) in host's fur. As mentioned before, the microclimate may be directly influenced by the macroclimate of the surroundings, but surely it depends also on the activity of host's sweat glands and sebaceous glands, on host's metaholic rate, on the insulation by bluhber or fur, and on the temperature flow through host's surface. Even the specific smell of a host may he a necessary factor for a permanent thriving of a louse population.

Also *behavioral factors* seem to play an important rôle in host specificity. As mentioned above, a host has to develop efficient grooming techniques to keep it's louse population on a tolerable level. On the other hand, it is essential for a louse to avoid grooming by clinging tightly to the hairs, by quickly escaping out of a groomed area, or even by inhabiting those parts of host's surface only that cannot be reached hy grooming or scraping.

From all this it seems to be clear, that host specificity is never due to a single factor ; it is always caused by a multidimensional system of morphological, physiological and behavioral factors on both sides of the host-parasite system — each factor having it's counterpart in the other partner, thus a successful host-parasite relationship requires a very delicate equilibrium of many factors in both partners. Both are to be exactly adapted to this mutual relationship.

Adaptedness of a louse is to be understood as the ability, to use host's resources and to avoid (at least in part) host's means of defense.

Adaptedness of a host is to be considered as the ability to stand the detrimental effects of louse infestation and to keep the louse population on an endurable level.

Source : MNHN, Paris

When we consider complete adaptedness as being $\times$, there are three possibilities, when a louse invades a new host :

	Adaptedness of louse population	Adaptedness of host population	Result
1.	$\times$	$\times$	lice establish on hosts
2.	$< \times$	$\leqslant \times$	lice die
3.	$\leqslant \times$	$< \times$	hosts die, lice die

III. — *What are the advantages and the disadvantages of host specificity ?*

At the very first sight host specificity seems to be an obvious disadvantage to a parasite because it reduces drastically the number of potential host individuals. When the host dies, its lice will die too very soon, unless they are able to reach a new host very quickly.

As lice are wingless and neither jumpers nor fast runners, they need very close contact to a new host for transfer. In fact, besides the usually fatal interspecific contact between prey and predator, most contacts take part intraspecific between hosts of the same species in common nests, in herds, or during copulation and the care of the young. Therefore in lice, as permanent and stationary parasites, absence of host specificity would mean only a very small diminution of the danger, to die together with the host. This diminution could, however, on no account cope with the obvious advantages gained by very exact mutual adaptations between lice and their hosts, that make life easier for both partners of the system.

Looking backward over my remarks I am afraid that most of what I have done was to state the scarcity of our knowledge and to ask many questions without answering them. But there are to be questions before there can be answers and I hope that some questions can be answered at this symposium or in the near future.

REFERENCES

Culpepper, G. H. (1948). — Rearing and maintaining a laboratory colony of body lice on rabbits. *Amer. J. Trop. Med. Hyg. 28*, 499-504.

Häfner, P. and H. W., Ludwig (1969). — Eine Methode zur Membranfütterung der Schweinelaus Haematopinus suis. *Z. Parasitenkd. 33*, 177-182.

Kim, K. C. and H. W., Ludwig (1978). — The family classification of the Anoplura. *Syst. Entomol. 3*, 249-284.

Ludwig, H. W. (1968). — Zahl, Vorkommen und Verbreitung der Anoplura. *Z. Parasitenkd. 31*, 254-265.

Ludwig, H. W. (1973). — Viability of lice feeding on blood of nonspecific hosts. Proc. Intern. Symp. on the control of lice and louse-borne diseases, Washington, 1972.

Ludwig, H. W. and M., Thiemes (1968). — Zucht der Schweinelaus Haematopinus suis auf Mäusen. *Z. Parasitenkd. 30*, 176-178.

Weisser, C. F. (1975). — A monograph of the Linognathidae, Anoplura, Insecta (excluding the genus Prolinognathus). Doctoral Dissertation, University of Heidelberg.

Source : MNHN, Paris

List of Anoplura and hosts
(cf. Ludwig, 1968; Kim & Ludwig, 1978a).

Taxon (Family) (Genus)	Number of species		Hosts (Order) (Family)
Pediculidae	2		Primates
Pediculus		2	Hominidae, Cebidae, Pongidae
Pecaroecidae	1		Artiodactyla
Pecaroecus		1	Tayassuidae
Haematopinidae	22		Artiodactyla, Perissodactyla
Haematopinus		22	Bovidae, Suidae, Cervidae, Equidae
Microthoraciidae	4		Artiodactyla
Microthoracius		4	Camelidae
Echinophthiriidae	12		Pinnipedia, Carnivora
Echinophthirius		1	Phocidae
Antarctophthirus		6	Phocidae, Otariidae, Odobenidae
Latagophthirus		1	Mustelidae
Lepidophthirus		2	Phocidae
Proechinophthirus		2	Otariidae
Hybophthiridae	1		Tubulidentata
Hybophthirus		1	Orycteropodidae
Hamophthiriidae	1		Dermoptera
Hamophthirius		1	Cynocephalidae
Pthiridae	2		Primates
Pthirus		2	Hominidae, Pongidae
Pedicinidae	16		Primates
Pedicinus		16	Cercopithecidae
Polyplacidae	175		Rodentia, Lagomorpha, Insectivora, Primates
Polyplax		76	Muridae, Cricetidae, Rhizomyidae, Ahrocomidae, Sciuridae, Soricidae
Alenopthirus		1	Sciuridae
Ctenophthirus		1	Echimyidae
Docophthirus		1	Tupaiidae
Eulinognathus		23	Dipodidae, Pedetidae, Cricetidae, Ctenomyidae, Bathyergidae, Caviidae, Chinchillidae
Fahrenholzia		13	Heteromyidae
Haemodipsus		6	Leporidae
Lemurpediculus		2	Lemuridae
Lemurphthirus		3	Lorisidae
Neohaematopinus		41	Sciuridae, Cricetidae, Chrysochloridae
Phthirpediculus		2	Indriidae
Proenderleinellus		1	Muridae
Sathrax		1	Tupaiidae
Scipio		4	Thryonomyidae, Petromyidae
Neolinognathidae	2		Insectivora
Neolinognathus		2	Macroscelididae
Linognathidae	69		Artiodactyla, Carnivora, Hyracoidea
Linognathus		51	Bovidae, Giraffidae, Canidae
Solenopotes		10	Cervidae, Bovidae
Prolinognathus		8	Procaviidae
Ratemiidae	2		Perissodactya
Ratemia		2	Equidae
Hoplopleuridae	132		Rodentia, Insectivora, Lagomorpha
Hoplopleura		117	Muridae, Cricetidae, Sciuridae, Octodontidae, Echimyidae, Ochotonidae

Source : MNHN, Paris

Taxon (Family) (Genus)	Number of species	Hosts (Order) (Family)
Pterophthirus	5	Caviidae, Echimyidae
Ancistroplax	2	Soricidae
Haematopinoides	1	Talpidae
Schizophthirus	7	Gliridae, Zapodidae
Enderleinellidae	49	Rodentia
Enderleinellus	43	Sciuridae
Atopophthirus	1	Sciuridae
Microphthirus	1	Sciuridae
Phthirunculus	1	Sciuridae
Werneckia	3	Sciuridae

DISCUSSION

LLEWELLYN. — You referred to the crystallization of guinea-pig blood in the gut of a louse ; what is the nature of this crystallization ? Could it be precipitation of whole blood ?

LUDWIG. — It happens only with guinea-pig blood and might be crystallization of the haemoglobin.

LÉGER. — La « toxicité » du sang de cobaye pour *Haematopinus suis* est, en fait, une cristallisation de l'hémoglobine. Quelle en est la cause ? Ne serait-ce pas, par analogie avec ce qu'on observe chez les porteurs d'hémoglobine S, une cristallisation liée à une variation de la PO_2 ? Il serait intéressant de comparer les deux hémoglobines : S de l'homme et hémoglobine de cobaye.

AESCHLIMANN. — J'aimerais signaler que, chez les Tiques aussi, le sang de cobaye peut cristalliser dans l'intestin de l'Arthropode dans les jours qui suivent le repas.

BEAUCOURNU. — Lorsqu'il y a discordance entre l'aire de répartition de l'hôte et celle du pou, est-ce que le statut de l'hôte n'est pas à revoir ? Par exemple, *Hoplopleura edentula* Fahrenholz ne se rencontre, au moins en Italie, France et Espagne, que sur les *Clethrionomys glareolus* Schreber du groupe *nageri*. On peut se demander quel est le véritable statut de « *nogeri* ».

LUDWIG. — Yes. Perhaps.

WERTHEIM. — In table 1 you showed longevity of *H. suis* feeding on various hosts. What is the longevity of this louse on the natural host ?

LUDWIG. — The same as when feeding on mice.

CZAPLIŃSKI. — How can you explain the variation in longevity of *Haematopinus suis* males and females on different experimental hosts ?

LUDWIG. — In all cases (on all substitute hosts) females lived as long or longer than the males.

FAIN. — Peut-on obtenir des hybrides entre *Pediculus h. humanus* et *P. h. capitis* ? Que deviennent-ils.

LUDWIG. — Yes. The hybrids are found equally on the hair and clothing.

FAIN. — Peut-on élever *Pediculus humanus* sur des animaux ?

LUDWIG. — Yes, on rabbits.

EUZET. — A la suite de la communication de M. Ludwig et en reprenant ce que M. Maillard a souligné dans sa contribution, j'estime que l'on devra traiter de manière différente,

la spécificité c'est-à-dire les rapports d'une *espèce* parasite avec son ou ses hôtes

et les rapports qui se sont établis entre des unités systématiques de niveau supérieur (famille, ordre, classe) de parasites et d'hôtes.

Il faudrait proposer un autre terme pour ces rapports, car originellement la spécificité se concevait pour une espèce parasite.

Source : MNHN, Paris

OCCURRENCE OF ANOPLURA GENERA ON PLACENTALIA ORDERS

(Classification of Anoplura after Kim & Ludwig, 1978a)

● single or main occurrence

○ additional occurrence

Families and genera of Anoplura	no. of species	
PEDICULIDAE	2	
Pediculus		2
PERACOECIDAE	1	
Peracoecus		1
HAEMATOPINIDAE	22	
Haematopinus		22
MICROTHORACIIDAE	4	
Microthoracius		4
ECHINOPHTHIRIIDAE	12	
Echinophthirius		1
Antarctophthirus		6
Latagophthirus		1
Lepidophthirus		2
Praechinophthirus		2
HYBOPHTHIRIDAE	1	
Hybophthirus		1
HAMOPHTHIRIIDAE	1	
Hamophthirius		1
PTHIRIDAE	2	
Pthirus		2
PEDICINIDAE	16	
Pedicinus		16
POLYPLACIDAE	175	
Polyplax		75
Alenapthirus		1
Ctenophthirus		1
Docophthirus		1
Eulinognathus		23
Fahrenholzia		13
Haemodipsus		5
Lemurpediculus		2
Lemurphthirus		3
Neohaematopinus		41
Phthirpediculus		2
Proenderleinellus		1
Sathrax		1
Scipio		4
NEOLINOGNATHIDAE	2	
Neolinognathus		2
LINOGNATHIDAE	69	
Linognathus		51
Solenopotes		10
Prolinognathus		8
RATEMIIDAE	2	
Ratemia		2
HOPLOPLEURIDAE	132	
Hoplopleura		117
Pterophthirus		5
Ancistroplax		2
Haematopinoides		1
Schizophthirus		7
ENDERLEINELLIDAE	49	
Enderleinellus		43
Atopophthirus		1
Microphthirus		1
Phthiruncutus		1
Wermœckia		3

Source : MNHN, Paris

DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES TIQUES ÉLÉMENTS POUR UNE DISCUSSION

PAR

A. AESCHLIMANN

En 1957, dans son discours d'ouverture au « Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des Parasites de Vertébrés » Mayr posait les 2 questions suivantes (nous traduisons librement) :

1) « Comment, quand et où la spécificité de chaque groupe de parasites a-t-elle évolué, déhuté ? »
2) « Pourquoi et dans quelles circonstances cette spécificité a-t-elle été interrompue ? »

Essai de réponses en ce qui concerne les Tiques (Ixodoidea) en tenant compte essentiellement de leur biologie.

CYCLES

Le cycle de la superfamille des *Ixodoidea* prévoit une alternance entre phases libres et parasitaires. Une différence importante sépare à la hase les tiques *Ixodidae* (Hardticks = Schildzecken) des *Argasidae* (Softticks = Lederzecken), en ce sens que les premières, si on les juge du point de vue de l'entomologiste, ont une ontogenèse de type plutôt holométabole (larves et nymphes gorgées présentent une mue accompagnée de *métamorphose*), alors que les secondes sont plutôt hémimétaholes (croissance continue des nymphes séparée par des mues), même si chez les Argasides tout ne soit pas encore clair, notamment au niveau larve → nymphe.

Les 4 types de cycles peuvent être schématisés selon les Figs 2 et 3, p. 162 et p. 163.

Rôle du milieu. Chez les tiques, on ne saurait séparer l'influence du milieu — et de la gamme des hôtes qui le parcourent = hôtes disponihles pour les tiques — de la mise en place des spécificités parasitaires, c'est-à-dire la possibilité qu'ont les parasites de rencontrer et de choisir leurs hôtes (après les avoir sélectionnés au cours d'une longue évolution).

« Il est d'ailleurs difficile », écrit Morel (1969), « et artificiel, de faire le départ entre ce qui représente les données de l'écologie propre de la tique et ce qui dépend des hôtes, surtout quand il s'agit de tiques spécifiques ».

Pour reconnaître leurs hôtes (et leur environnement), les tiques ont développé un organe « unique », l'*organe de Haller*, situé sur le tarse de la 1re paire de pattes, laquelle, par conséquent, sera portée par l'Acarien « comme des antennes » ! L'organe de Haller se compose d'une succession de soies sensorielles de fonctions diverses (*chimiorécepteurs* et *thermo-hygrorécepteurs*).

Sur le reste de la patte, on trouve d'autres soies sensorielles : également des chimiotropes, des thermo-hygro-mécanorécepteurs, des mécanorécepteurs purs, des gustatifs, ainsi que des proprio-récepteurs.

Cette série de soies sensorielles (aidée par des yeux chez les genres *Dermacentor*, *Rhipicephalus*,

Source : MNHN, Paris

Boophilus, *Hyalomma*, *Amblyomma* et *Margaropus*, par des ocelles chez certains Argasides, ainsi que par un organe acoustique chez *Ornithodoros concanensis*) permet aux tiques une orientation dans le biotope (choix de la niche microclimatique la plus adéquate possible), la reconnaissance du partenaire sexuel (phéromones sexuelles ; chez les *Prostriata*, la rencontre a lieu, en principe, en dehors de l'hôte, avant la phase parasitaire) et la reconnaissance de l'hôte, soit en pratiquant l'affût (cas le plus fréquent), soit en recherchant activement l'hôte adéquat (cas plus rare : *Hyalomma*, *Amblyomma*, quelques Ornithodores). Chez les *Metastriata*, la copulation a lieu sur l'hôte, pendant le repas sanguin de la femelle, phénomène probablement plus récent. Les *Amblyominae* se gorgent souvent en groupe, grâce à une phéronome d'agrégation. Cette promiscuité favorise la rencontre des sexes !

Ainsi, pour comprendre l'établissement d'une spécificité parasitaire entre tiques et hôtes potentiels, il faut relever que le rôle du microclimat est essentiel car, vu l'importance des périodes de vie libre que les tiques ont à surmonter, ce sont des facteurs externes (édaphiques, météorologiques, biotiques) qui règleront la survie de ces ectoparasites et leur distribution géographique.

La spécificité chez les tiques va de l'ubiquité la plus large (télotropie) jusqu'à la spécificité la plus stricte (monotropie).

On peut théoriquement supposer que les tiques (en tout cas leurs stades immatures) étaient primitivement peu ou pas sélectives par rapport aux espèces d'hôtes établies dans leur propre biotope. *Ixodes ricinus*, par ailleurs aux caractères morphologiques anciens, en est aujourd'hui l'exemple vivant : triphasie du cycle, télotropie vis-à-vis des hôtes, exophilie marquée, mais dans les milieux en principe abrités (sylvo-exophilie par exemple). Ces considérations sont valables également pour beaucoup de représentants des genres *Haemephysalis* et *Amblyomma*, en fait pour les tiques dites « anciennes » (voir tableau p. 155). Le morphologiste devrait ici apporter son témoignage.

Le passage graduel de la télotropie vers la sélectivité, touchant l'un ou l'autre stade évolutif (ou tous les stades), peut avoir eu plusieurs causes hypothétiques :

a) réduction des hôtes disponibles,

b) réduction des milieux favorables à la survie des tiques ; importance du microclimat,

c) facteurs pyhsiologiques mettant en jeu le choix possible d'un hôte exercé par le système sensoriel du parasite,

d) réactions immunitaires de l'hôte (humorale et/ou à médiation cellulaire).

Il est intéressant de constater que la sélectivité s'est particulièrement manifestée chez les micromammifères (insectivores, chiroptères, rongeurs) aux niches écologiques caractérisées. Ces hôtes de petite taille ont favorisé la tendance des tiques vers la monotropie, surtout en ce qui concerne les immatures, mais souvent aussi en ce qui concerne les adultes. On peut imaginer que la réduction des biotopes favorables a obligé certaines tiques à se confiner dans des abris fermés (terriers), ou fort bien protégés (litière dense, grottes), devenant ainsi de parfaits endophiles. Dans ce cas, ce sont des besoins écologiques précis qui sont à l'origine de spécificités parasitaires aussi étroites, voire exclusives, que celles démontrées par exemple par *Ixodes lividus* et *Riparia riparia*, *Haemaphysalis hovyi* et *Xerux erythropus*. On pourrait ici multiplier les exemples de spécificité due à la cohabitation.

L'habitat des tiques exophiles peut être beaucoup plus étendu, quoique gardant toujours un caractère insulaire, et dépendra de l'organisation du territoire des hôtes, des voies migratoires qu'ils empruntent régulièrement, bref de leurs comportements journaliers, saisonniers, etc. Cela concerne plus particulièrement les tiques du « gros gibier ». Les tiques exophiles présentent d'ailleurs des adaptations physiologiques remarquables, spécialement en ce qui concerne leur survie dans un milieu soumis par exemple à des variations d'hygrométrie prononcées (possibilité physiologique « élégante » que possède le genre *Amblyomma* de se réhydrater rapidement selon les besoins).

On peut donc conclure que 2 facteurs fondamentaux ont présidé à l'établissement des spécificités parasitaires tiques/hôtes.

1) L'obligation pour les tiques de satisfaire certains besoins écologiques caractéristiques de l'espèce, parfois variables selon les stades évolutifs (tendance endophile chez les immatures,

Source : MNHN, Paris

exophile chez beaucoup d'adultes) et dépendant de leur chance de rencontre avec les hôtes qui fréquentent ces mêmes milieux.

2) L'adaptation aux hôtes disponibles selon le moment de leur dégagement au cours des périodes géologiques. Certaines de ces associations d'origine ancienne s'observent encore de nos jours. Le texte « Tick-host specificity », de Hoogstraal et Aeschlimann (p. 157) en donne de nombreux exemples.

REMARQUES

Monotropie. Il ne faut évidemment pas confondre *monotropisme* (= tique manifestant une grande spécificité parasitaire, quel que soit son stade évolutif, pour une espèce d'hôtes ou groupe d'hôtes) et *monophasisme* (= tique accomplissant tout son cycle évolutif sur le même hôte, sans jamais le quitter, sauf à l'état de femelle gorgée, pour pondre et mourir). Le genre *Boophilus*, au départ un parasite d'ongulés sauvages, aujourd'hui inféodé aux bovins domestiques, est strictement monophasique et évolutivement d'origine récente.

Ditropie. Les tiques, dont les immatures se nourrissent habituellement sur des animaux de petite taille (oiseaux, rongeurs myomorphes) ont des adultes qui se nourrissent sur des ongulés. Il s'agit des genres *Dermacentor, Rhipicephalus, Hyalomma.* Selon Morel (1969) et Hoogstraal (1969), la morphologie des espèces de ces 3 genres semble moins primitive que celle du complexe *Amblyomma/Aponomma* (chez qui on rencontre plusieurs espèces parasites de Reptiles, pratiquant le triphasisme quant au cycle évolutif et la monotropie quant à la spécificité parasitaire).

Télotropie. Il s'agit toujours d'espèces triphasiques avec, comme nous l'avons déjà mentionné auparavant, peu d'exigence quant à la spécificité parasitaire, tout hôte semblant « bon à prendre » selon sa disponibilité dans le biotope. On observe cependant une tendance des adultes vers un parasitisme des animaux de moyenne à grande taille. Les espèces pratiquant la télotropie appartiennent aux genres « anciens » :

Prostriata : *Ixodes*
Metastriata : *Haemaphysalis*
Amblyomma

DISCUSSION

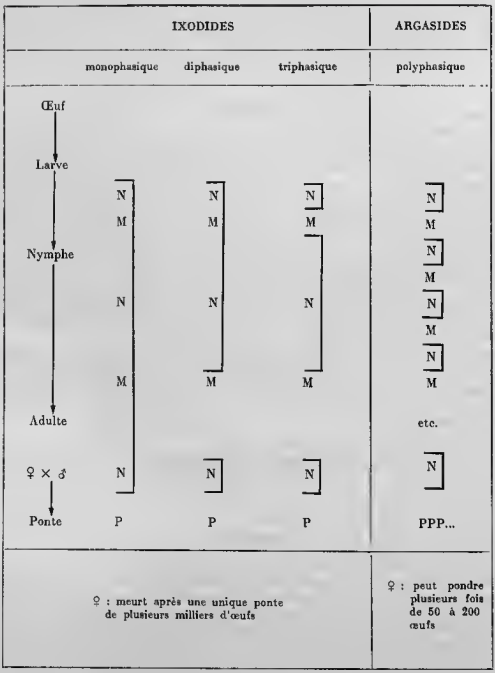
Fain. — L'organe de Haller en réalité existe chez tous les Mesostigmates, mais sous une forme un peu moins élaborée. Chez les Rhinonyssidae parasites des fosses nasales de pigeons, Charlotte Moritsch et coll. (voir « Proceedings Congress of Acarology, Saalfelden ») ont montré que la plaque sensorielle du tarse I porte des poils cylindriques spécialisés de 3 types différents, dont l'un ressemble étroitement à celui que vous nous avez montré dans votre figure de l'organe de Haller. L'un de ces poils porte des rangées longitudinales parallèles formées de petits orifices, un autre type est caractérisé par la présence de rangées de sillons, un troisième type est intermédiaire. Je pense donc que l'organe de Haller des tiques est aussi représenté fondamentalement chez les Mesostigmates ; ce caractère n'est donc pas utilisable pour séparer à coup sûr les 2 groupes d'Acariens (Mesostigmates et Tiques).

Kim. — What sequence of bospitality has the Ixodoidea followed in its evolutionary time ?

Aeschlimann. — Monohospitality is the most specialized host specificity and very recent in origin.

Source : MNHN, Paris

Cycles évolutifs chez les tiques



] = sur l'hôte ♀ × ♂ = copulation

N = nutrition M = mue P = ponte

Source : MNHN, Paris

TICK-HOST SPECIFICITY

BY

Harry HOOGSTRAAL [1,2], and André AESCHLIMANN [3]

INTRODUCTION [4]

As biologists, we seek to understand the patterns, details, and implications of host-parasite relationships. In opening the First Symposium on Host Specificity among Parasites of Vertebrates, Mayr (1957) asked : How, when, and where did host specificity of each parasite group evolve ? How strict is specificity in each case ? Why does specificity break down and under what circumstances ?

This analytical review of tick-host relationships incorporates our current concepts of the complex subject and provides data and models which should help to answer the questions of Mayr (1957). The final answers await more comprehensive correlation of evolutionary and biological information.

1. From Research Project MR041.05.01-0067, Naval Medical Research and Development Command, National Naval Medical Center, Bethesda, Maryland, USA. The opinions and assertions contained herein are the private ones of the authors and are not to be construed as official or as reflecting the views of the Department of the Navy or of the naval service at large.

2. Request reprints from Medical Zoology Department, NAMRU-3, FPO, New York 09527, USA, or Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, 7, Suisse.

3. Supported by the Swiss National Foundation for Scientific Research

4. Twenty-one tables were included with this contribution detailing the specificity of the parasites. These tables could not be published because of limited funds. However they have been deposited in the collection of the Laboratoire de Zoologie (Vers), Muséum National d'Histoire Naturelle, under the number Z 2591, and a copy can be obtained on demand. Table 5 is included herein.

TABLE 5. TYPES OF TICK-HOST SPECIFICITY

1. STRICT-TOTAL (ST) : Both adults and immatures (nymphs & larvae) are strictly specific for the *same* limited host group (" monotropic "). ARGASIDAE (all genera) & IXODIDAE (chiefly *Aponomma*, *Boophilus*, *Margaropus*, and a few species in other major genera).

2. MODERATE-TOTAL (MT) : As above, but the host group is somewhat less limited (the available data in this category are often imprecise) (chiefly *Ornithodoros*, *Ixodes*, *Amblyomma*, *Rhipicephalus*).

3. STRICT-STAGE-STAGE (SSS) : Adults and immatures are each strictly specific for different limited host groups (" tritropic "). IXODIDAE (chiefly *Ixodes*, *Amblyomma*, *Hyalomma*, *Dermacentor*, *Nosomma*, *Rhipicephalus*).

4. STRICT-MODERATE STAGE-STAGE (SMSS) : IXODIDAE
   A. Adults are strictly specific for a host group ; immatures are moderately specific for a *different* group (" ditropic-A ").
   B. Immatures are strictly specific for a host group, adults are moderately specific for a *different* group (" ditropic-B ").

5. MODERATE-STAGE-STAGE (MSS) : Adult and immature specificity for host groups are moderately limited (" telotropic-moderate "). IXODIDAE.

6. NONPARTICULAR (NP) : Adults and immatures are both catholic in host acceptability (" telotropic "). IXODIDAE.

Source : MNHN, Paris

As biomedical researchers, we are charged with the task of improving the quality of human fife and welfare ; precisefy, reducing risks of disease, irritation, and debilitation resulting from parasitism by ticks. We investigate tbe properties and bebavior of each tick species that may affect the species rofe in enzootics and epizootics of agents infecting man and domestic and wild vertebrate animals. Indeed, contemporary cognizance of tick-host specificity derives largely, directly or indirectly, from results of biomedical-epidemiological studies... which abounded for some years during the post-World War ff renaissance of biomedical and veterinary research. Knowfedge thus obtained provides evidence indispensable for answering Mayr's questions. However, biological experience and insight warn us that data for medical and veterinary use are heavily biased to reflect human concern with the most versatile vector species. Overwbelming demands for mission-oriented research funds and results leave extensive areas of significant biofogical phenomena poorly investigated if at all.

" fmportant " (adaptable) tick species thrive in the modified environments offered by human activities and defy expensive efforts to control them. fn the meantime, numerous biologically conservative species, closely tied to specific hosts, may continue to flourish or become less common, rare, or extinct as their host population densities and spatial ranges are reduced.

Today we shall begin to bring into biologically rational perspective the disparate data from studies of phenomena in nature and in tickborne disease epidemiology. Unbiased data on tick-host specificity can be equally useful and supportive for the biologist, for answering Mayr's questions and for the epidemiologist to elucidate biomedical questions. Today's presentation is a preliminary overview of the kind of data required by the biofogist, the epidemiologist, and the responder to Mayr on the subject of tick-bost specificity.

Host specificity is defined, for this tick-orientated discussion, as an association between a tick species and a vertebrate species, or a clearly related vertebrate group, which is critical for reproduction and continued survival of populations of the tick species.

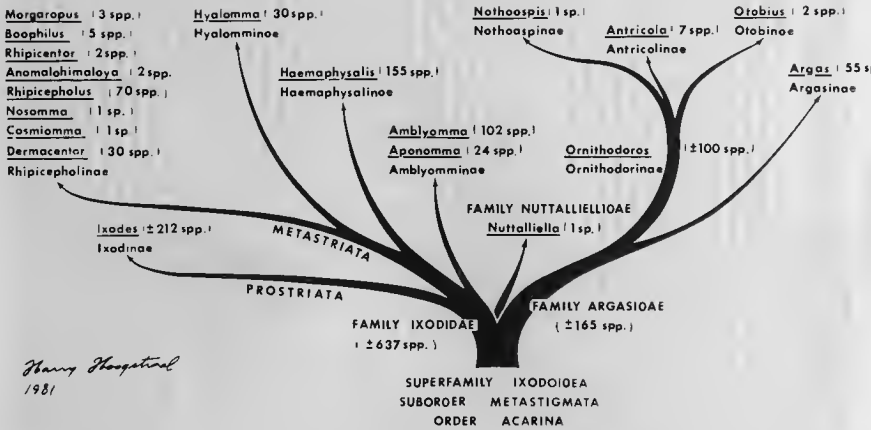
Ticks are large mites (Acarina). More than 200 families and 1,700 genera of mites have been described. Described and undescribed species of mites in the world today have been estimated to number cfose to one million. Within this vast galaxy of small organisms, the larger ticks account for only three families and few more than 800 species (Fig. 1). None of these species are known from true fossils.

The ticks evolved afong two principal lines : Argasidae (" argasids " or " soft-ticks ", chief genera *Argas* and *Ornithodoros*) and Ixodidae (" ixodids " or " hard ticks ", 13 genera in 5 subfamilies) (Fig. 1). The basic differences between these families were reviewed by Hoogstraal (1956, 1978) and in numerous other papers and textbooks.

Most Argasidae preserve basic late Mesozoic — early Tertiary biological patterns within a few remarkably conservative, highly specialized external body structure patterns. Argasid adaptations for survivaf with late Tertiary or Recent hosts, and in temperate cfimates, are expressed chiefly in diapause and longevity pbenomena. Significant argasid life cycle adaptations occur only in a few *Ornithodoros* species and in the eleven species constituting the subfamilies Otobinae (2), Antricolinae (8) and Nothoaspinae (1).

fn the Ixodidae, Prostriata (fxodinae, *Ixodes*) structural properties are mostly those tbat are critically definitive of this family ; some properties of secondary importance differ from those of Metastriata. *Ixodes* species, some with specialized biofogical characteristics, proliferated during the Tertiary. In the Metastriata (other genera of Ixodidae), the tropical-subtropical Amblyomminae (2 genera) retain more primitive late Mesozoic — early Tertiary biological and structural properties than do other subfamilies. The tropical-temperate Haemaphysalinae (1 genus) also retain clearly primitive properties, but only in a small group of significant " indicator ", relict-type species. During the Tertiary, numerous *Haemaphysalis* species co-evolved along a distinctivefy specialized structural line with birds and mammafs in much of the world except in the Nearctic and Neotropical, where there now are only five species. The Eurasian-African (Palearctic-Ethiopian) Hyalomminae (1 genus) retain significant primitive structural properties but most groups of *Hyalomma* became highly speciafized biofogically for survival in harsh environments witb low population densities of hosts. The Rhipicepbalinae (114 species in 8 genera) evolved most recentfy of all ixodid ticks as Eurasian-African para-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

sites of mammals with few *Dermacentor* species in the Americas and no native representatives in Australia, New Guinea, or Madagascar. Rhipicephalinae are all tropical except one of the three African *Margaropus* species, both Asian *Anomalohimalaya* species, and several North American-Eurasian *Dermacentor* and Eurasian *Rhipicephalus* species.

A strict or limited degree of host specificity characterizes at least 700 of the 800 species of biologically and structurally conservative obligatory parasites constituting the superfamily Ixodoidea (Hoogstraal, 1978). Indeed, host specificity is one of several important biological factors contributing to confining the ecological and geographical distribution and population densities of most tick species. The often repeated assertion that ticks lack host specificity is an ill-advised biological generalization.

Patterns of strict or limited host specificity, established through eons of host-parasite co-evolution in geographical and/or ecological isolation, may be broken when physiologically acceptable domestic or feral vertebrates, introduced by Recent human activities, intrude into the primeval host-parasite domain. This surrogate-host-parasite relationship often becomes so prevalent and economically important in exploited regions of chief concern to humans that we lose sight of original host-parasite relationships. Anthropocentric concern obscures recognition of biological and physiological properties that can be useful for developing integrated control measures against ticks.

Certain anomalies in recorded data have also contributed to incorrect or ambiguous host-specificity conclusions found in literature. When even the most host-discriminating (host-specific) tick is accidentally dislodged during the extended feeding process, its discriminatory senses are dulled or lost. The dislodged, partially fed tick, now intensely programmed to complete a bloodmeal, strives to feed wherever possible : on another tick, through a crack in wood, through the shell of a reptile egg, on an insect, or on any available vertebrate animal. Thus, host data are " loaded " by incidents of host-specific tick species feeding on predatory or scavenger vertebrates that have disturbed the feeding parasites while tearing their host apart. Human hunters (predators) similarly become tick-infested when handling and skinning game animals... and might suffer afterward from Rocky Mountain spotted fever, Colorado tick fever, tularemia, or other tick-transmitted disease agents. Milkmaids and herdsmen pick ticks from the animals in their charge and often drop the parasites on the ground. The dislodged ticks may rapidly resume feeding on the milkmaids and herdsmen. Recorded tick-transmitted Crimean-Congo hemorrhagic fever morbidity is high in these two occupational groups in the USSR.

Vertebrates that congregate in dense resting and/or breeding colonies (burrow or den systems, caves, rookeries), or periodically revisit nesting or resting sites on the ground, ledges, or trees, are characteristically parasitized by strictly specific tick species. Moderately specific species may also infest some of these vertebrates. Wandering vertebrates, with (A) extensive home ranges, (B) generally low population densities, and (C) not congregating in specific sites for nesting or resting, are characteristically parasitized by species that have (A) " atypical " life cycles (1- or 2-host types) or (B) moderate or nonparticular host specificity. Where A, B, or C does *not* apply to a wandering vertebrate, more strictly host-specific ticks with 3-host cycles may characterize a tick-host relationship.

Most tick species of greatest importance in both human and veterinary medicine parasitize domestic cattle, yaks, buffalo, camels, sheep, goats, pigs, dogs, chickens, or pigeons. These ticks were already strictly or moderately host specific for the same vertebrate species, genera, or families before man domesticated the animals as food sources or as beasts of burden. Many of these parasites had already shown exceptional (for ticks) biological adaptability in life cycle adjustments for surviving on wandering *wild* animals (deer, antelopes, cattle, goats, sheep). Concentrated herds and flocks of sedentary domestic animals enhanced these ticks' chances for survival. Pastures, stone fences, vegetated windbreaks, stables, barns, caravansaries, bird cotes, houses, and irrigation in arid zones provided hosts and shelters further enhancing the ticks' ability to survive and multiply. Driving or transporting domestic animals to more or less distant areas, and making the new areas ecologically suitable for the animals as well as for the ticks, vastly increased the intercontinental and intracontinental geographic range of many tick parasites of domestic animals.

Our investigations of the tick faunas of the continents and islands of the world, and of the host preferences of immature and adult stages, external and internal structures in relation to hosts and environment, ecology, zoogeographical distribution, phylogeny, physiology, biochemistry, behavior,

Source : MNHN, Paris

life cycles, dynamics, biosystematics, virus infections, etc., have led us to conclude that the Superfamily Ixodoidea arose as obligate parasites of Reptila in the late Paleozoic or early Mesozoic (200 million years ago) (Hoogstraal, 1978).

Tick life cycles

Historical implications. To understand the nature of host specificity, we need to know, insofar as possible, the historical relationships between these parasites and their hosts both *before and after man revolutionized the environments and faunal composition of the world in Recent times.* Different life cycle patterns evolved before the time of man and domestic animals where low host densities and wandering behavior made survival impossible for populations of ordinary 3-host ixodid ticks. Human animal husbandry practices are a boon to ticks with life cycles differing from the 3-host type. Deep appreciation of these patterns is essential to understanding all aspects of tick evolution, biology, host relationships, and epidemiological interactions. Knowledge of the basic life cycle patterns, first categorized by Nuttall (1911a, b, 1913, 1915), and elaborated by Hoogstraal (1956, 1978), Balashov (1968), and many others, was schematized by Aeschlimann (1977). These patterns are illustrated in Figs. 2 and 3. Remember : the 3-host type characterizes most ixodid species.

Oviposition. All tick eggs are deposited off the host (Figs. 2, 3), except that *Argas* (*Microargas*) *transversus* oviposits on its Galapagos giant tortoise hosts (R. C. A. Rice ; pers. commun.) (Table 1) and *Ixodes* (*Lepidixodes*) *kopsteini*, a parasite of Oriental and Ethiopian bats, produces larvae from eggs hatching within the dead female. These unique episodes appear to be associated with host movements in search of food and the minute size of the ticks (the smaller the tick size, the more unusual are often the life cycle and structural properties).

Larval feeding. All argasid and ixodid larvae feed only once (or subgenus *Ornithodoros*, not at all). The subgenus *Ornithodoros* inhabits burrows (warthogs, antbears, etc.) or scrapes (tortoises) to which hosts may return irregularly.

Multihost life cycle. The multihost pattern characterizing the family Argasidae (Fig. 2) represents primitive relationships between ticks and hosts (Hoogstraal, 1978). Argasid nymphs undergo several instars and feed on an available host during each instar. Argasid adults feed several times, usually copulate several times, and females deposit a new egg batch after each full bloodmeal. These " endophilic " ticks inhabit burrows, crevices, or other shelters to which a limited variety of vertebrates return periodically for nesting and/or resting. Multibost argasids may feed on unusual visitors to the shelter (humans or predators) but can seldom if ever complete their life cycle on atypical hosts in nature. A few argasids are more host-adaptable than most ; these adaptable species thrive in man-made pigsties, stables, caravansaries, and stone fences around pastures and feedlots. A few argasids [*Ornithodoros* (*Alectorobius*) *lahorensis*, *Otobius* spp.] adapted before the advent of man to survival with wandering herbivores utilizing an extensive home range away from shelters. In these exceptionally adaptable argasid species, the larva molts to a nymph on the host and the nymph undergoes several instars on the same host animal [*Ornithodoros* (*Alectorobius*) *lahorensis*] or the adults do not feed (Otobinae, Antricolinae, Nothoaspinae).

Three-host life cycle. In the family Ixodidae, about 600 of the ca 650 species undergo a 3-host life cycle (Hoogstraal, 1978). The larval, nymphal, and adult stages each feed only once (Fig. 3). In " endophilic " species, in which each developmental stage inhabits a specific shelter, hosts of immatures and adults are generally the same, but not necessarily the same individual, and specificity is quite strict or quite limited. In species whose unfed adults emerge from the shelter entrance to become " exophilic " and seek a larger-sized wandering host, dichotomy is often extreme (Hoogstraal, 1956, 1978). In species that are nonsheltered (exophilic) in each developmental stage, stage-to-stage host preferences may be more or less alike or vastly different (especially between nymphal and adult stages). Three host ixodids apparently co-evolved with large-sized Reptilia in the Paleozoic and/or Mesozoic and most species retain this primitive, conservative, bazardous life cycle pattern until today.

Source : MNHN, Paris

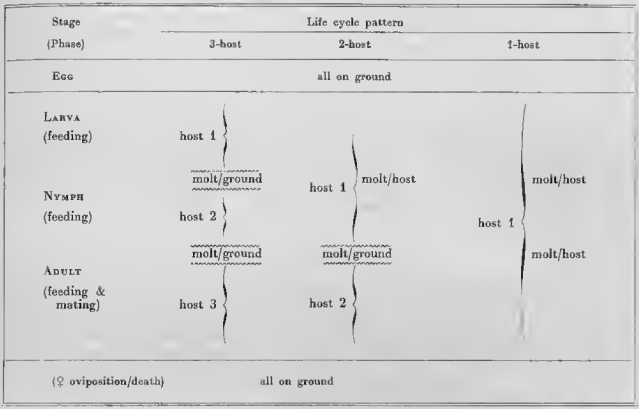
Fig. 2. — Argasid life cycle pattern (typical)
[For variations, see text and Hoogstraal (1978)].

Stage (Phase)	Multihost	Remarks
Ego	all on ground	
Larva (single feeding, usually long)	host 1	
	molt/ground	
Nymph (several feedings, each short)	host 2	Generally 3-4 nymphal instars and hosts ; may be more (5-8)
	molt/ground	
	host 3	
	molt/ground	
	host 4	
	molt/ground	
Adult (several feedings, each short, and matings)	host 5	Adults feed and mate several times (3-5/6) (no molting)
	host 6	
	host 7	
(♀ oviposition) several (once after each bloodmeal) all on ground.		

Two-host life cycle. The two-host pattern (Fig. 3), in which the larval and nymphal stages feed on one host and the adult stage on a second host, evolved in the Tertiary or afterward as an obligatory or occasionally facultative life cycle phenomenon among a few *Hyalomma* and *Rhipicephalus* parasites of wandering mammals in inclement environments (Hoogstraal, 1978).

Source : MNHN, Paris

FIG. 3. — Ixodid life cycle patterns.



One-host life cycle. The 1-host cycle (Fig. 3) evolved rather recently in small-sized *Boophilus* and *Margaropus* (and in a single *Dermacentor* species) parasitizing larger-sized herbivorous mammals (Perissodactyla and Artiodactyla) with extensive home ranges and secondarily, in some species of colder areas of temperate zones that parasitize wandering herbivorous mammals (*Dermacentor albipictus*, *Hyalomma scupense*).

Parthenogenesis. This phenomenon characteristically occurs only in northern populations of *Haemaphysalis* (*Kaiseriana*) *longicornis*, a temperate-zone outlier of a tropical, herbivore-parasitizing tick group, and in *Amblyomma rotundatum* and *A. cordiferum*, which parasitize Neotropical Amphibia (toads) and Oriental Reptilia (snakes), respectively.

Results of collaborative investigations between NAMRU-3 and South African scientists are suggestive of parthenogenesis (yet unproven) in *Nuttalliella namaqua* (Nuttalliellidae). The life cycle of this unique tick is unknown.

TICKS AND REPTILES

The basic biological, physiological, and structural properties of ticks appear to have been established during parasitic associations with Paleozoic-Mesozoic reptiles (Hoogstraal, 1978). In the early Tertiary (70 million years ago), when bird and mammal lines exploded, the variety, numbers, and size of reptiles diminished. Tick-reptile associations became fewer and average tick size also diminished. Despite the small numbers of Recent reptiles and of tick-reptile associations (Tables 1-4), many original biological, physiological, and structural properties persist among these biologically conservative parasites.

Source : MNHN, Paris

The question of parasitism on reptiles by the single species in the Family Nuttalliellidae is under study. Six of the ca 155 species of the Family Argasidae are specific for reptiles (Table 1). In the Family Ixodidae, strict reptile-host specificity is dominant in the genus *Aponomma* (Table 2) and strong in *Amblyomma* (Table 3). The proliferation of *Aponomma* and *Amblyomma* species strictly specific for Australian tortoises and agamid, scindid, and varanid lizards is noteworthy. Equally notable are the six *Amblyomma* species on Galapagos reptiles, three on the giant tortoise and three on iguanid lizards. In *Haemaphysalis* (Table 4), more or less frequent parasitism of reptiles by immatures (virtually never by adults) is restricted to a few phylogenetically primitive or intermediate species. In *Hyalomma* (Table 4), only a single species (subgenus *Hyalommasta*) is reptile dependent; however immatures of certain other species (subgenus *Hyalomma*) occasionally parasitize reptiles. Immatures of the subgenus *Hyalommina* are not known to infest reptiles. Immatures of fewer than 10 *Ixodes* species feed on reptiles, but also on birds and mammals. None of the ca 115 species in the ixodid subfamily Rhipicephalinae parasitize reptiles. All ixodid parasites of reptiles, and the single *Amblyomma* species parasitizing Amphibia are, so far as we know, 3-host ticks. (The possibility that some species have a 1-host pattern should be considered.) The fascinating subject of tick-reptile specificity and co-evolution will be reviewed in a more detailed report.

Types of tick-host specificity

Some diversification of reptile-host specificity may have occurred during the Mesozoic but evidence pointing to early adaptations to different hosts is clouded by the essential conservativeness of tick structure, physiology, behavior, and bionomics, as well as by the extreme reduction in size, variety, and numbers of post-Mesozoic reptiles. Host-related structural, physiological and biological variations seen today reflect adaptations associated with parasitizing the birds and mammals that evolved during the Tertiary. Thus, it is logical to outline tick-host specificity types at this stage in our discussion. In elaborating this outline, we can progress toward answering the questions raised by Mayr (1957) (quoted in our introductory paragraph).

The types of tick-host specificity are outlined in Table 5.

The fact that ticks are obligate parasites of reptiles, birds, or mammals causes vertebrate animal kinds and ethological patterns to be the dominant factors relating to tick host-specificity in any form. The fact that most tick species spend much of their lifetime off the host (" free-living ") causes various ecological-environmental characteristics to be more or less important secondary factors relating to tick host selection, distribution, behavior, life cycle extension (diapause), seasonal dynamics, etc.

Ticks and birds

The number and variety of tick-bird associations are greater than is generally realized (Table 6).

Famely Nuttalliellidae. The single species of this family is circumstantially associated with mud nests constructed on rocks by swallows, but the actual hosts are unknown.

Family Argasidae. Strict-Total specificity for certain birds nesting or resting in trees or in rocky situations characterizes 38 of the 55 *Argas* species and 13 of the 100 *Ornithodoros* species. The specificity for birds of about 10 argasid species is Moderate-Total.

Family Ixodidae. Bird-parasitizing ixodid ticks characteristically lack the well developed spurs of the coxae, palpi, and basis capituli, and also the marginal concavities or acute angles of parts of the capitulum that characteristically serve as hair-hooking and grasping devices among smaller-sized adult ixodid parasites of mammals.

Among the 212 *Ixodes* species, 40 are Strict-Total for birds [*Scaphixodes* (6), *Multidentatus* (12), *Ceratixodes* (2), other subgenera (18)]. The hosts are marine birds with fixed nesting or resting sites and others nesting in tree holes or in tunnels in river banks or cliffsides. Ground-feeding birds

Source : MNHN, Paris

are more or less prominent among hosts recorded for 16 species in the genus *Ixodes* (8 Nonparticular, 8 Moderate).

Among the 102 *Amblyomma* species, immatures of about 20 in the last two categories of host specificity (M and NP) fairly frequently or often parasitize ground-feeding birds. One, *A. loculosum* is a Strict-Total parasite of marine birds nesting in the southern oceans. [Historically, reptiles (lizards and tortoises) may also have been important hosts of *A. loculosum*.] The Neotropical *A. longirostre* is in the Strict-Stage group, with adults infesting chiefly the porcupine (*Coendou*) and immatures feeding mostly on various birds.

Among the 155 *Haemaphysalis* species, eight are Strict-Total on ground-feeding birds (7 spp.) or tree-hole nesting birds (1 sp.). About 25 other Moderate-Specific haemaphysalines frequently infest birds : almost exclusively and in each stage (*H. wellingtoni*) or mostly as immatures whose adults are Moderate-Stage-Specific for mammals ; two are Nonparticular. *Haemaphysalis* in the Moderate category are usually associated with large-leaved plants or dense clumps of vegetation where certain birds typically rest and predatory mammals search for food or other mammals (such as leporids) come either as transient visitors or to rest or breed. Among the well known species in this category are immatures of *H. leporispalustris*, *H. concinno*, *H. punctata*, *H. kutchensis*, and *H. bispinosa*.

It is important to record that no *Aponomma* (24 spp.) feed on birds and that no *Hyalomma* (30 spp.) are specific parasites of birds ; however, immatures of six *Hyalomma* frequently feed on birds (as well as on mammals ; some also on reptiles). No Rhipicephalinae (114 spp.) characteristically feed on birds. A few adult and/or immature *Rhipicephalus* occasionally infest large-sized ground-feeding birds. Immature *Dermacentor* rarely parasitize birds ; adults never do so. The almost exclusive limitation of bird-ixodid relationships to subfamilies other than Rhipicephalinae appears to have considerable phylogenetic and evolutionary significance.

The burgeoning basic knowledge of tick and bird interrelationships appears in a relatively small group of recent, easily available publications. Thus, owing to space and time limitations, we do not review this subject in detail here.

Ticks and mammals

Monotremata (Table 7). Strict-Total parasites are *Ixodes ornithorhynchi* of the platypus and *Amblyomma echidnae* and *Aponomma concolor* of the echidna. Moderate (4 spp.) and Nonparticular (3 spp.) *Amblyomma* (4 spp.), *Ixodes* (2 spp.) and *Haemaphysalis* (1 sp.) parasitize the echidna.

Marsupialia (Table 7). *Ornithodoros* (*Pavlovskyella*) *gurneyi* and a related undescribed species are Strict-Total parasites in shaded resting places of certain wallabies and kangaroos. Strict-Total ixodid parasites of Australian-New Guinean marsupials are *Ixodes* (6 spp.), *Amblyomma* (2 spp.), *Aponomma* (1 sp.), and *Haemaphysalis* (1 sp.). Moderate-Specific and Nonparticular ixodids are *Ixodes* (6 and 2 spp.) and *Haemaphysalis* (2 and 1 spp.) The chief *Haemaphysalis* parasites of marsupials have the facies of bird-associated haemaphysalines.

The paucity of tick species specific for contemporary Australian marsupials may result from a combination of factors including harsh environment and low population densities of many marsupial species together with extensive home ranges and solitary habits.

The specificity of two of the 24 *Aponomma* species for a monotreme and a marsupial host, while the 22 other species of this genus parasitize only reptiles, probably reflects an ancient changeover in host preference.

Neotropical marsupials have only two strict (Strict-Total and Strict-Stage) *Ixodes* parasites. Neotropical and Nearctic Didelphidae are parasitized by several *Ixodes* and *Amblyonna* species with Moderate or Nonparticular specificity but seldom by other ixodid genera.

Insectivora (Table 8). The Strict-Total specificity of eight species [*Argas* (1), *Ixodes* (1), *Haemaphysalis* (6)] on Madagascar tenrecs is noteworthy. About an equal number of *Ixodes* and *Haemaphysalis* are Strict-Total parasites of Insectivora in other Regions (in the Nearctic only *I. soricis* ;

Source : MNHN, Paris

in the Neotropical, none). Some adults and numerous immatures of tick species with Moderate and Nonparticular specificity infest insectivores.

Chiroptera (Table 9). The 55 Strict-Total tick species parasitizing bats (24 in the Old World, 31 in the New World) are listed by subgenus or species in Table 9. The large colonies of bats in caves and other structures sheltering both the bats and the ticks in a limited area provide for an optimum host-parasite relationship. Wide seasonal movements and migrations of bat hosts have permitted the extraordinarily extensive distribution of certain tick species. *Argas* (*Chiropertargas*) *boueti* occurs thourgh much of Africa eastward to Malaysia, *A.* (*Carios*) *vespertilionis* in Africa, Europe, and southwestern Asia to India, *Ixodes* (*Echatocepholus*) *simplex* and *I.* (*E.*) *vespertilionis* in Africa, Europe and southern Asia ; the former is also present in Australia. *Argas* (*Secretargas*) *transgariepinus* ranges from southern Africa to middle Europe. However, other bat-parasitizing species are much more restricted in distribution. Notably, the Old World and the New World share no subgenera of argasid or ixodid parasites of bats.

The presence of *Ixodes* (*Lepidixodes*) *kopsteini* (with its unique type of egg-larva production — see Table 9) in southern Asia (Malay peninsula, Java, Sulawesi), Australia, New Guinea, and Central and East Africa possibly represents historical Gondwanaland relationships. If this were true, one wonders whether *I.* (*L.*) *kopsteini* remains to be discovered in Borneo and Madagascar.

Primates (Table 10). Two *Ixodes* species are Strict-Total parasites of African *Colobus* and *Cercopithecus* monkeys (and occasionally also *Galago* bushbabies). One *Ixodes* and one *Haemaphysalis* are Strict-Total parasites of Malagasy lemurs. Adults and/or immatures of other *Ixodes*, *Amblyomma*, *Haemaphysalis*, *Dermacentor* and *Rhipicephalus* species incidentally infest primates in the Ethiopian, Oriental, and Neotropical Regions. Immature *Haemaphysalis* (*Kaiseriana*) *spinigera* feeding on monkeys or humans are primary vectors of Kyasanur Forest disease virus (Bunyaviridae, *Flavivirus*) in Karnataka, India, but numerous other tick species participate in the enzootic circulation of this virus.

Edentata (Table 11). Five *Amblyomma* (subgenus *Amblyomma*) species are Strict parasites of Neotropical Edentata (two Strict-Total, three Strict-Stage). In the same subgenus, two other species are moderately specific for armadillos and several others also infest various edentates. The limited proliferation of ticks associated with Edentata is noteworthy.

Pholidota (Table 11). Two *Amblyomma* (subgenus *Adenopleura*) species, one Oriental and one Ethiopian, are Strict-Total parasites practically wherever pangolins or scaly anteaters occur. Notably, other *Adenopleura* species are specific for reptiles [except *A.* (*A.*) *loculosum*, recorded mostly from nesting marine birds]. Few other ticks parasitize pangolins in nature.

Lagomorpha (Table 12). Pikas (Ochotonidae) are incidentally parasitized by a variety of Moderate specificity ticks in the Nearctic and Palearctic. They are hosts of two Strict-Total *Ixodes* species in the Himalaya (Palearctic-Oriental marginal area) and of the Moderate-Total *Izodes* (*Pholeoixodes*) *ochotonae* in the Nearctic. More intensive search, or more exact reporting, should reveal additional tick species associated chiefly with the pika.

Rabbits and hares (Leporidae) are exceptionally attractive hosts for numerous immatures and some adults of tick species with various typcs of Moderate specificity. [See Clifford *et al.* (1976) for ticks infesting hares in Kenya and Hoogstral (1979) for biologically and epidemiologically important relationships between certain ixodid ticks and hares in Eurasia and Africa.] Perhaps severe competition from numerous Moderate specificity ixodids accounts for the few ticks with Strict specificity for leporids. Each strictly specific species is confined to a certain leporid host either having a relatively limited geographic range [*Ixodes* (*I.*) *sachelinensis*, *Haemaphysalis* (*H.*) *pentalagi*, *H.* (*Rhipistoma*) *hispanica*] or inhabiting an ecological zone providing little occasion for competition from other ticks [*Otobius lagophilus*, *Dermacentor* (*D.*) *parumapterus*, *Ixodes* (*Pholeoixodes*) *pomerantzevi*]. *Rhipicephalus* (*R.*) *arnoldi* and *R.* (*R.*) *deltoideus*, known only from a few Ethiopian leporids, are poorly documented.

Leporids are parasitized by two " remarkable " ticks. *Otobius lagophilus* [adapted to hares

Source : MNHN, Paris

(jack rabbits) in arid zones of western North America] has an exceptional life cycle. *Haemaphysalis (Gonixodes) leporispalustris* is distributed from Alaska into Argentina. Notably, the genus *Otobius* contains only two species, both inhabiting similar environments in the Nearctic and having similar unique nonfeeding adult stages. The American continents hold only five of the world's 155 *Haemaphysalis* species, but *H. (G.) leporispalustris* is unique in its extraordinarily extensive distribution (which does not result from human activity). It is closely related only to *H. (G.) juxtakochi*, a parasite of Neotropical deer. Immature *H. (G.) leporispalustris* and *H. (—) kutchensis* infest both ground-feeding birds and leporids but adults are strictly specific parasites of leporids.

On each continent where leporids occur, they have major roles in the survival of populations of a variety of tick species [among them *Ixodes (I.) dentatus* and *I. (I.) spinipalpis* in the Nearctic]. However, the biologically and epidemiologically important subject of utilization of leporid and different hosts by numerous tick species remains to be investigated more precisely in many areas of the world.

Rodentia (Tables 13, 14). Accurate appraisal of the complex topic of tick-rodent specificity is, in many areas, bedeviled by lack of investigation, scanty data, or ambiguous reporting in literature. Here we can present merely a brief introduction to the subject and point to the need for more intensive investigations of rodent-tick-specificity at many levels.

Strict-Total specificity. Most Rodentia parasitized by Strict-Total ticks shelter in burrows or rock ledges, many of which have been insufficiently investigated for the purpose of this overview. Known Strict-Total tick species of Rodentia in the Neotropical and Nearctic number 23 and 18, respectively (Table 13). These 41 species are limited to three widely distributed subgenera of *Ornithodoros*, three widely distributed and two monotypic Neotropical subgenera of *Ixodes*, and one Neotropical subgenus of *Amblyomma*. (The subgenera of three Neotropical *Ornithodoros* and *Ixodes* species are uncertain.)

In the Palearctic, known Strict-Total ticks of Rodentia are fewer (12 species). They include eight *Ixodes* in the same "widely distributed" subgenera recorded in the Neotropical and Nearctic; single, unique species of *Argas* and *Rhipicephalus*, both in need of more intensive investigation; and both species of *Anomalohimalaya*. Rather many other Palearctic *Ornithodoros* and *Ixodes* species are at the "upper level" of Moderate specificity (close to Strict-Total) but are difficult to categorize because of imprecise data recording.

Twelve Strict-Total species are listed for Ethiopian Rodentia; the actual number is probably greater. Each of the six *Ixodes* species is a member of the Ethiopian subgenus *Afrixodes*.

Fourteen species are listed for the Oriental; the actual number is probably also greater. Five Oriental *Ixodes* species are in the subgenus *Ixodes*, which is also included in the Neotropical, Nearctic, and Palearctic listings but not elsewhere. The sixth *Ixodes* species is in the subgenus *Afrixodes*.

Malagasy Nesomyidae, with six Strict-Total *Ornithodoros*, *Ixodes*, and *Haemaphysalis* species, illustrate the extensive radiation of a few vertebrate and parasitic groups characterizing the fauna of Madagascar. Notably, the three *Ixodes* species are members of the subgenus *Afrixodes*... which needs explanation in view of the close relationship between Nesomyidae and Cricetidae, a family poorly represented in the contemporary Ethiopian fauna. Both *Haemaphysalis* species are structurally unusual [*H. (—) anoplos*] or unique [*H. (D.) nesomys*] but poorly known owing to difficult access to their habitats. The wholesale deforestation of Madagascar in recent times has probably wiped out other Strict-Total tick parasites of Nesomyidae.

The few species and low population densities of Australian Rodentia in harsh environments probably account for the fact that only two tick species are Strict-Total here.

Other categories of specificity (Table 14). Rodents are important hosts of many *Ornithodoros* species and of some ixodid species in the Moderate-Total category. Rodents are also important hosts of immature stages of some 300 of the ca 600 ixodid species with a three-host life cycle pattern. Numerous examples based on reasonably extensive data and intensive investigations could be cited. However, the overall picture is blurred by lack of data or scanty or imprecise data for many species whose immature stages parasitize rodents and also shrews, hedgehogs, rabbits, hares, certain small-sized

Source : MNHN, Paris

carnivores, etc. It is futile, at this stage, to try to classify most of these tick species in rigid types of specificity.

Biological questions relating to tick specificity for rodent hosts appear to arise not so much from lack of specificity as from paucity of proper investigation and data reporting in relation to the extent of the subject.

Carnivora (Table 15). The primary parasites of Carnivora are adults of certain species of *Haemaphysalis* and *Rhipicephalus*. Adults of both *Rhipicentor* species feed chiefly on carnivores. Adults of a few *Ixodes* and *Dermacentor* species are specific or moderately specific parasites of carnivores. Some *Hyalomma* species occasionally infest these animals but *Amblyomma* uncommonly do so. *Argas* (*Ogadenus*) *brumpti* and a few *Ornithodoros* species parasitize burrow- and den-dwelling carnivores. A certain number of species listed as moderately specific for Perissodactyla and Artiodactyla also more or less frequently parasitize Carnivora.

Hosts of immature stages of primary and secondary parasites of carnivores may be rodents, hares, rabbits, hedgehogs or shrews (depending on species) but rarely birds.

Most strict and moderately strict tick parasites of carnivores are tropical species. Most are associated with smaller-sized hosts in the family Viverridae, some with Mustelidae, Procyonidae, Felidae, Canidae, Hyaenidae, and Ursidae. In nature, healthy large-size carnivores (lion, leopard, tiger, jaguar, bear, etc.) characteristically carry few and only a limited variety of ticks.

The African *Rhipicephalus* (*R.*) *sanguineus* has been transported far and wide with domestic dogs and thrives in heated homes and kennels in temperate zones, where it is almost invariably Strict-Total in host specificity. However, in tropical Africa, adult *R. sanguineus* infest a wider variety of carnivores and other larger-sized mammals and birds (such as the ostrich) and immature stages feed on smaller-sized mammals.

Tubilidentata (Table 16). We have no data to show tick specificity for the aardvark which, however, is parasitized by several species associated with Artiodactyla, as mentioned in Table 16.

Proboscidea (Table 17). Adults of two species are Strict-Stage parasites of Ethiopian elephants. Notably, of these [*Dermacentor* (*D.*) *circumguttatus*] is one of the only two *Dermacentor* species in the Ethiopian Region. There is no evidence that Oriental elephants have or had specific tick parasites ; however, this picture may be marred by lack of proper study or by extinction of specific species in recent times. Elephants in both Regions are infested by ticks associated with artiodactyls and perissodactyls. Healthy wild elephants seldom carry heavy tick loads.

Hyracoidea (Table 18). The sheltered dens inhabited by rock hyraxes (*Procavia* and *Heterohyrax*) are optimum microhabitats in which six East and South African ticks [four in the *Haemaphysalis* (*Rhipistoma*) *orientalis* group, one *Ixodes* and one *Rhipicephalus*] and one West African *Rhipicephalus* species have evolved as Strict-Total parasites. This specificity is additionally interesting in that tree hyraxes (*Dendrohyrax*) are sometimes infested by the same tick species, which practically never feed on other vertebrates (we have no authentic data for other hosts). The apparent absence of hyrax-parasitizing *Haemaphysalis* species in West Africa remains to be explained. The rock hyrax-parasitizing argasid *Ornithoodros* (*O.*) *procaviae* isolated (so far as known) in the Negev desert (Palearctic) is a remarkable enigma in view of the great geologic age and limited distribution of hyraxes in Africa, southwestern Asia, and southeastern Europe. The lack of biological study of this unique tick in southwestern Asia is sad.

Perissodactyla (Table 19). The status of tick specificity for perissodactyls is obscured by the results of human plundering of the earth's environments.

Equidae. Among ticks parasitizing horses, zebras, and asses, the only contemporary Strict-Total species is the South African *Margaropus winthemi*, probably originally specific for the mountain zebra but now best known as a wintertime parasite of domestic horses and also of domestic artiodactyls. Certain *Rhipicephalus* ticks may possibly best be categorized as chiefly parasitizing zebras but the host-parasite data for these species are imprecise. *Dermacentor* and *Hyalomma* species, and possibly *Boophilus annulatus*, were probably closely associated with wild Palearctic equines.

Source : MNHN, Paris

Rhinocerotidae. One *Dermacentor* and two *Amblyomma* species are Strict-Stage (adult) parasites of Ethiopian rhinoceroses (see also these genera under Ethiopian elephants and Table 17). Exceedingly little is known about the Oriental *A.* (—) *crenatum*; like its rhinoceros host, this tick may be close to extinction.

Tapiridae. The six species (one *Ixodes*, one *Dermacentor*, four *Amblyomma* subgenus *Amblyomma*) appearing to be Strict-Stage (adult) parasites of Neotropical tapirs are poorly documented. The few ticks (*Amblyomma*, *Haemaphysalis*, *Dermacentor*) recorded from Oriental tapirs are those also collected from artiodactyls.

Artiodactyla (Table 20). Artiodactyla are the chief hosts of adults of at least 190 ixodid species (none are *Aponomma*, *Anomalohimalaya*, or *Rhipicentor*; relatively few are *Ixodes*). Only six argasid species (five *Ornithodoros*, one *Otobius*) are associated with artiodactyls. There is apparently no association between Nuttalliellidae and Artiodactyla.

The Suidae, before the advent of human civilization, undoubtedly had a greater role in tick speciation and population survival than is generally realized. Recent contacts between Cervidae and domestic artiodactyls, and worldwide introduction of herds of domestic artiodactyls infested by ticks which originally were strictly or moderately specific for certain wild Bovidae and/or Cervidae, bring some of these parasites to considerable medical and economic attention. Contemporary environmental modification, as for perissodactyls, is obliterating many clues to ixodid-artiodactyl interrelationships. Much of this section is based on precise unpublished data from "remote" areas of the world. However, we do not pretend to present final conclusions regarding relative roles of certain Cervidae and Bovidae (and Antilopeapridae in western North America) as specific hosts of adults of several species, which we tentatively "lump" under parasites of Bovidae. These relationships need further investigation.

Suidae. The postulated importance of pigs and hogs as specific hosts of certain tick species and groups, mentioned above, is based on considerable unpublished data from numerous collections from the Oriental, Palearctic, and Ethiopian Regions. However, data from Central and West Africa are particularly unsatisfactory in regard to host specificity of Suidae and other artiodactyls. Species listed in Table 20 are one Ethiopian Strict-Total *Ornithodoros* parasitizing chiefly burrowing warthogs and eight ixodid species with Strict-Stage (adult) specificity for forest-dwelling pigs and hogs. Three of these are Ethiopian (one *Amblyomma*, two *Rhipicephalus*) and five are Oriental [one *Haemaphysalis*, four *Dermacentor* (*Indocentor*)]. This list is incomplete.

Numerous ticks with Moderate specificity for Perissodactyla and Artiodactyla parasitize pigs and hogs; these are chiefly *Amblyomma*, *Dermacentor*, and *Rhipicephalus*, also some *Ornithodoros*, *Haemaphysalis*, and *Ixodes* The Nonparticular adults of *Ixodes* (*I.*) *ricinus* are included in most of numerous collections of ticks from wild pigs from northern Iran (unpublished).

Tayassuridae. Neotropical peccaries have two Specific-Stage (adult) parasites (*Amblyomma* and *Dermacentor*) and are also infested by several *Amblyomma* species with Moderate specificity for different Artiodactyla. One or two of these species may in fact be most closely associated with peccaries.

Hippopotamidae. The lone record of *Cosmiomma hippopotomense* from the hippopotamus dates from 1844. This almost-extinct tick is otherwise recorded only from a few specimens taken on vegetation in East Africa and on domestic goats in Namibia. Adults of several *Amblyomma* and *Rhipicephalus* parasites of other artiodactyls also infest the hippopotamus (attaching chiefly to the ears). Available data provide clues to no tick species that is more closely associated with the hippopotamus than with other artiodactyls.

Camelidae. Palearctic camels (the dromedary and bactrian) are parasitized by six Strict-Stage (adult) ticks (five *Hyalomma* and one *Dermacentor*). These parasites apparently survive only or chiefly where camels are present though they also infest other artiodactyls and perissodactyls. *Ornithodoros* (*O.*) *savignyi*, listed under Bovidae, might more properly be included under Camelidae. Our numerous records of adult *Dermacentor* (*D.*) *nuttalli* and *Rhipicephalus* (*R.*) *schulzei* from camels suggest a high level of specificity between these ticks and camels. Practically all tick species common

Source : MNHN, Paris

to domestic artiodactyls and perissodactyls parasitize camels where their contemporary ranges are confluent.

Neotropical Camelidae (lamas and allies) are specific hosts of adults of the exceptionally interesting *Amblyomma* (*Anastosiella*) *parviarsum*. Few other ticks feed on these animals.

Tragulidae. The Oriental mouse deer is generally parasitized by *Haemaphysalis traguli*. As true of a number of tick species confined to medium-sized wandering hosts, *H. traguli* is a Strict-Total rather than a Strict-Stage parasite. Other ixodids occasionally infest the mouse deer. We know of no ticks specific for Ethiopian chevrotains (*Hyemoschus*).

Cervidae. As suggested in the paragraph introducing the Artiodactyla, mingling of deer and domestic artiodactyls, generalized reporting of host data, and lack of proper study make it difficult to sort out specificity data for some Nearctic and Palearctic tick species. However, our voluminous data for the Oriental Region (mostly unpublished) are quite precise for a number of tick and cervid species.

Ticks specific for Cervidae are mostly *Haemaphysalis* (Neotropical, Palearctic, and Oriental). The Strict-Total specificity of the Neotropical one-host *Dermacentor* (*A.*) *nitens* for wandering, small-sized deer that do not form large herds is noteworthy (this tick also infests introduced domestic horses and cattle). Several other species should undoubtedly be added to the list of ticks specific for Cervidae.

Giraffidae. Giraffes are infested by a variety of ticks common to the numerous artiodactyls and perissodactyls in their Ethiopian savanna habitat. The giraffe has three specific tick species, two of which (*Margaropus reidi* and *M. wileyi*) are exceptionally specialized one-host parasites. The secretive forest-dwelling okapi and its parasites have not been well studied.

Antilocapridae. The one-host *Otobius megnini* is specially adapted for survival on wandering pronghorns in Nearctic deserts and open grasslands. This unusual biological phenomenon is expanded to include the ability to develop on introduced horses and cattle and to survive in other biotopes (Neotropical, Oriental, Malagasy, Ethiopian) into which *O. megnini* has been transported in the cars of these domestic hosts.

Bovidae. The list of bovid-specific ticks (Table 20), including ca 140 species, points to the extensiveness of this host-parasite association but is probably only ca 85-90 percent complete. Despite the stated problems in categorizing certain ticks closely associated with Bovidae, quite specific interrelationships characterize numerous ixodids and bovine subfamilies, as well as some bovid genera and species. These specific ticks are chiefly adults of *Haemaphysalis*, *Dermacentor*, and *Rhipicephalus*, some adults of *Amblyomma*, all immatures and adults of the five *Boophilus* species, but relatively few *Ixodes* species. In the Argasidae, very few *Ornithodoros* species parasitize or are specific for Bovidae. Owing to space and time constraints here, the roles of bovine subfamilies, genera, and species as hosts of specific ticks are treated in forthcoming reports.

Nonparticular specificity

Nonparticular specificity (Table 21) is a category that should be assigned and employed with caution. A relatively small number of ticks associated chiefly with Rodentia, Perissodactyla, and Artiodactyla are in fact more or less indiscrimate in host selection. Other ticks are easily dumped into this category ("out of sight, out of mind") because of poor data regarding tick-host preferences and/or lack of investigation. The examples included in Table 21 appear to be truly Nonparticular in both the immature and adult stages. However, it is biologically and epidemiologically important to record that in different biotopes of the geographical range of these generally widely distributed species some vertebrate species stand out as much more commonly infested than others in the same biotope. The complex evolutionary, ecological, ethological, faunistic, and physiological factors involved in actual and assumed Nonparticular specificity in most cases require more intensive investigation than they have received.

Source : MNHN, Paris

Conclusion

This presentation, as stated in the Introduction, is intended only to provide data and models which should help to answer the questions of Mayr (1957). Some of our Tables are quite complete, others are somewhat less so. We trust, however, that this effort will be a serviceable preliminary contribution for constructing a clear picture of tick-host specificity and evolutionary, biological-ecological-physiological factors determining this specificity.

REFERENCES

Aeschlimann, A., 1977. — Les tiques, leur biologie et les maladies qu'elles transmettent. Annales 1975-1976. Université de Neuchâtel ; Neuchâtel, Suisse. 27 pp.

Balashov, Yu. S., 1968. — Bloodsucking ticks (Ixodoidea) — vector of diseases of man and animals. (In Russian) Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst. ; Leningrad. 319 pp. (1967). (In English : NAMRU3-T500 and Misc. Publ. Ent. Soc. Amer., *8* (5) : 161-376.

Clifford, C. M., Flux, J. E. C. & Hoogstraal, H., 1976. — Seasonal and regional abundance of ticks (Ixodidae) on hares (Leporidae) in Kenya. J. Med. Ent., *13* (1) : 40-47.

Hoogstraal, H., 1956. — African Ixodoidea. I. Ticks of the Sudan (with special reference to Equatoria Province and with preliminary reviews of the genera *Boophilus*, *Margaropus*, and *Hyalomma*). Dep. Navy, Bur. Med. Surg. ; Washington, D.C. 1101 pp.

Hoogstraal, H., 1978. — Biology of ticks. *In* : Tick-borne diseases and their vectors, edited by Wilde, J. K. H. Proc. Internat. Conf. (Edinburgh, September-October 1976), pp. 3-14.

Hoogstraal, H., 1979. — The epidemiology of tick-borne Crimean-Congo hemorrhagic fever in Asia, Europe, and Africa. J. Med. Ent., *15* (4) : 307-417.

Hoogstral, H., Clifford, C. M., Keirans, J. E. & Wassef, H. Y., 1979. — Recent developments in biomedical knowledge of *Argas* ticks (Ixodoidea : Argasidae). *In* Recent Advances in Acarology, edited by Rodriguez, J. G. Proc. 5. Internat. Congr. Acarol. (East Lansing, Michigan, August 1978), *2* : 269-278.

Mayr, E., 1957. — Evolutionary aspects of host specificity among parasites of vertebrates. 1. Symp. Spécif. Parasit. Parasites Vertébr. (Neuchâtel, April 1957), pp. 7-14.

Nuttall, G. H. F., 1911A. — Notes on the biology of *Ixodes*. *In* : Ticks. A monograph of the Ixodoidea. Part II. Ixodidae, by Nuttall, G. H. F. and Warburton, C. Cambridge at the University Press ; London, pp. 294-317.

Nuttall, G. H. F., 1911B. — On the adaptation of ticks to the habits of their hosts. *In* : Ticks. A monograph of the Ixodoidea. Part II. Ixodidae, by Nuttall, G. H. F. and Warburton, C. Cambridge at the University Press ; London, pp. 324-345.

Nuttall, G. H. F., 1913. — Observations on the biology of Ixodidae. Part 1. Parasitology, *6* (1) : 68-118.

Nuttall, G. H. F., 1915. — Observations on the biology of Ixodidae. Part II. Parasitology, *7* (4) : 408-456.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ÉVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE DES TIQUES EN FONCTION DE L'ADAPTATION AUX MAMMIFÈRES ONGULÉS

PAR

Pierre Claude MOREL

Les tiques sont des parasites temporaires dont la plus grande partie de l'existence se passe à l'état libre ; mais ce sont des parasites obligatoires, donc leur évolution sera l'histoire de leurs adaptations biologiques et morphologiques à des milieux divers qui se transforment, et à des hôtes qui apparaissent, qui évoluent ou qui se remplacent dans ces milieux. Les deux groupes de phénomènes sont en fait indissociables. Il est impossible de tenir compte des adaptations à un milieu donné sans tenir compte des hôtes disponibles à une période donnée.

Alors que l'on peut supposer que les tiques les plus anciennes étaient inféodées à des vertébrés à gîte défini, les mammifères Ongulés, par leur morphologie, leur taille et leur biologie représentent un type d'hôtes extrêmement différent des hôtes primitifs ; par voie de conséquence, c'est l'adaptation aux Ongulés qui a entraîné chez les tiques les modifications morphologiques et biologiques les plus profondes.

Les familles mentionnées sont les *Argasidae*, les *Ixodidae*, les *Amblyommidae*. Les *Nuttalliellidae* sont représentés par une seule espèce trop incomplètement connue pour se prêter à des comparaisons fondées.

A. — ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE CHEZ LES *AMBLYOMMIDAE*

1) *Amblyomma s.l.*, *Aponomma.*

Les formes les plus primitives sont certainement les s.g. *Walkeriana* et s.g. *Adenopleura* p.p. associés aux tortues et à des sauriens dans toutes les régions tropicales, et en particulier dans les îles du Pacifique. Les *Aponomma* des varans et des serpents paléotropicaux semblent plus archaïques, peut-être par réduction de taille et simplification. Par la suite quelques *Aponomma* parasitent en Australie des échidnés et des wombats ; mais surtout des *Adenopleura* s'adaptent aux Marsupiaux australiens, aux pangolins et aux tatous. Ultérieurement les lignées paléotropicales et néotropicales se séparent, les premières donnant les s.g. *Xiphiastor* associés aux tortues continentales et aux ongulés, les autres aboutissant aux s.g. *Haemalastor*, s.g. *Amblyomma* s. str. et s.g. *Anastosiella*.

Les modifications morphologiques portent sur l'acquisition du sillon marginal des femelles, mais surtout sur la transformation du pédipalpe. Cylindrique à 4e article terminal primitivement (comme le suggèrent les *Aponomma*), il devient concave intérieurement à 4e article interne préterminal et se présente en gouttière coiffant les gaines des chélicères et l'hypostome ; les soies ventrales des articles I et II sont peu nombreuses et distantes (tous les genres d'*Amblyomma*). Il est remarquable

Source : MNHN, Paris

que les *Adenopleura* de mammifères possèdent un processus ventral rétrograde vraisemblablement en rapport avec l'existence de la pilosité, pour un meilleur accrochage ; ce caractère se retrouvera sur les *Amblyomma* s. str. néotropicaux, tous associés à des mammifères. Les proportions des pièces capitulaires (hypostome, pédipalpe), vont se modifier également. Longilignes chez les parasites de reptiles, elles sont médiolignes chez les mammifères de taille petite ou moyenne (*Adenopleura* et *Amblyomma* s. str. de Marsupiaux, pangolins, tatous, fourmiliers, paresseux, cabiai, paca, pécaris, tapirs ; *Anastosiella* de *Canidae*), mais longilignes si l'association se fait uniquement avec des ongulés (s.g. *Xiphiastor*, paléotropical, également sur reptiles ; *Amblyomma* s. str. ; s.g. *Anastosiella* de lamas). Ces différences sont sans doute à mettre en rapport avec l'épaississement du tégument chez les ongulés.

Chez les *Adenopleura* de mammifères, *Amblyomma* s. str. et s.g. *Xiphiastor*, les épines des coxae II, III et IV deviennent hétérologues, s'élargissant en écaille ou en lame bordante sur les paires II et III, demeurant pointue et s'allongeant chez les mâles sur la paire IV.

2) *Haemaphysalis s.l.*

On peut supposer que les *Haemaphysalis s.l.* se sont différenciées sur les reptiles concurremment avec les *Aponomma*, dont la morphologie est comparable à celles des s.g. *Alloceraea* et *Allophysalis* ; leur petite taille leur a permis de parasiter des vertébrés de toutes tailles, oiseaux, marsupiaux, insectivores, rongeurs, carnivores, ongulés, en développant tout un système d'épines rétrogrades sur les 2e et 3e articles pédipalpaux, les coxae et les trochanters, pour un meilleur accrochage en fonction des phanères des hôtes ; en même temps, les pédipalpes devenaient brévilignes, le 2e article s'élargissait vers l'extérieur chez les espèces parasites d'oiseaux, de micromammifères et de carnivores (s.g. *Kaiseriana p.p., Ornithophysalis, Elongiphysalis, Rhipistoma*) ; cette expansion est seulement amorcée chez les parasites d'ongulés (s.g. *Haemaphysalis s.str., Aboimisalis, Herpetobia, Interphysalis, Paraphysalis, Kaiseriana p.p.*). Ceci concerne les adultes ; les proportions des pédipalpes chez les larves et les nymphes peuvent être différentes de celles des adultes suivant les caractéristiques de taille ou de phanères des hôtes de ces stases.

Il est remarquable que les sous-genres d'*Haemaphysalis* plus particulièrement associés aux ruminants Cervidés et Bovidés présentent une évolution des pédipalpes parallèle à ce qui s'observe chez *Dermacentor* et *Rhipicephalus* : élargissement réduit du 2e pédipalpite en même temps que multiplication et renforcement des soies ventro-internes (s.g. *Aboimisalis, Herpetobia, Sagalia*).

3) *Dermacentor s.l., Hyalomma s.l., Rhipicephalus s.l.*

L'évolution de la morphologie qui vient d'être retracée est celle des tiques sur les hôtes en place du Crétacé à l'Oligocène. Cette évolution va être relancée par l'évolution concomitante des rongeurs Sciuromorphes et Myomorphes d'une part, des Canidae, des Suidae et des Ruminants de l'autre.

On s'accorde à situer au milieu du Tertiaire la mise en place sur les divers continents des conditions climatiques régnant actuellement, concurremment avec l'apparition de formations végétales non plus fermées, mais ouvertes (savanes, steppes, prairies).

Précédemment, en milieu sylvestre, les tiques à toutes stases pouvaient rechercher ou attendre l'hôte convenable sans risques de dessication. Suivant les situations, les larves et les nymphes pouvaient parasiter les mêmes types d'hôtes que les adultes (monotropisme d'hôte) ; ou, différemment, ubiquistes aux stases préimaginales, ne rechercher comme adultes qu'une certaine catégorie d'hôtes, en fonction de la taille ou d'autres particularités (télotropisme d'hôte).

Dans les formations ouvertes au contraire, s'il est possible à des adultes de rechercher ou d'attendre, sur le sol ou la végétation, des hôtes ongulés, à déplacements rapides, à grandes distances de parcours, et à retours occasionnels ou différés au cours de l'année, en milieu ensoleillé à hygrométrie non à saturation, il n'en va pas de même pour les larves ou les nymphes, de moindre taille, moins sclérifiées.

Dans les savanes ou les prairies, une solution pour diminuer les risques dus à la dessication chez les larves et les nymphes est la recherche des hôtes disponibles en milieu abrité, non ouvert,

Source : MNHN, Paris

c'est-à-dire au niveau du sol, à la base de la végétation ; ce seront des vertébrés de petite taille, rongeurs Myomorphes ou Sciuromorphes, oiseaux, parfois lézards. Les adultes pour leur part n'auront pas de difficultés pour attendre les ongulés à la surface de la strate herbacée, au moins à certaines périodes de la journée pendant la saison favorable à leur activité.

Cette solution synthétique (ditropisme d'hôte) à la fragilité des larves et des nymphes et à l'exploitation des ongulés en formations ouvertes, est un facteur fondamental de la différenciation des *Dermacentor*, des *Hyalomma*, des *Rhipicephalus*. Elle a dû commencer par des *Dermacentor* néarctiques à l'Oligocène, à partir d'*Amblyomma s.l.* proches des s.g. *Anastosiella*, sur les Sciuromorphes, les Canidae et des ongulés en place. Elle s'est poursuivie en Eurasie et en Afrique au cours du Miocène, après passage des *Dermacentor* et d'autres tiques, ancêtres de ce qui allait être les *Rhipicentor*, les *Hyalomma* et les *Rhipicephalus*, se différenciant conjointement à l'évolution des Rongeurs Myomorphes et des Ruminants.

Le cycle évolutif ditrope caractérise la plupart des espèces des genres relativement récents qui viennent d'être cités. La caractéristique commune principale concerne les pédipalpes, qu'ils soient brévilignes ou longilignes. Le pédipalpite 1 présente un processus ventral rétrograde (déjà annoncé par certains s.g. *Adenopleura* et par les *Amblyomma s.str.*) ; par ailleurs les soies ventrales des pédipalpites 1 et 11 sont nombreuses et contiguës. La signification fonctionnelle de cette disposition n'est pas déterminée.

Une autre particularité, dont la fonction n'est pas non plus éclaircie, est l'existence des sclérifications sur la face ventrale des mâles, soit à partir des coxae IV, par extension de surface (*Dermacentor*) ou l'allongement des 2 épines postérieures (*Rhipicentor*), soit par sclérification des champs adanaux et accessoires, entre les sillons (sclérifications paires : adanales, accessoires, suhanales) chez *Hyalomma s.str.*, s.g. *Hyalommasta*, s.g. *Pterygodes*, s.g. *Hyperaspidion* (3 paires), s.g. *Hyalommina* (2 paires), *Rhipicephalus* (2-1 paires). Une paire de plaques ventrales existe par ailleurs chez le mâle de *Cosmiomma hippopotamense*, encore très proche des *Amblyomma s.l.* par ses pédipalpes.

Les ocelles sont hémisphériques en milieu ouvert aride très ensoleillé (*Hyalomma s.l.*, s.g. *Pterygodes*, *s.g. Digineus*, *s.g. Lamellicauda p.p.*). Dans les mêmes milieux arides, les proportions des articles des pattes s'allongent chez les *Hyalomma s.l.*, dont les adultes se déplacent activement sur le sol à la recherche des hôtes.

Il est même vraisemblable de supposer l'origine de ces genres en fonction des formations : les *Dermacentor* dans les prairies d'Eurasie et d'Amérique du Nord, les *Hyalomma* dans les steppes tropicales et prétropicales, les *Rhipicephalus* dans les steppes buissonnantes/arbustives d'Eurasie et dans les savanes d'Afrique intertropicale.

4) *Anocentor, Boophilus, Margaropus.*

Si le ditropisme est une solution à la survie des larves et des nymphes en activité dans les formations ouvertes, il fallait aussi une solution aux chances de rencontre d'hôtes dans les formations ouvertes arides ou sèches, moindres que dans les formations humides où les Ongulés sont plus nombreux, se déplacent moins et reviennent plus souvent aux mêmes lieux. La solution permettant de supprimer les hasards de rencontre d'hôte pour une ou deux stases sur 3 est une sorte de séclusion, quand la larve ou la nymphe gorgée ne se détache pas de son hôte, sur lequel elle effectuera son repas à la stase suivante.

On passe ainsi d'un cycle trixène qui est celui de la presque majorité des *Amblyommidae* (405/425 sp.) au cycle dixène, soit ditrope (*Hyalomma marginatum*), soit monotrope (*H. d. detritum* ; *s.g. Digineus*, 4 sp.) ou au cycle monoxène (*Hyaliomma d. scupense* ; *Anocentor*, 3 sp. ; *Boophilus*, 5 sp. ; *Margaropus*, 3 sp.). Cette évolution doit être récente (pliocène).

En relation avec la nécessité d'une meilleure résistance des larves d'espèces dixènes ou monoxènes en milieu ouvert, on observe une augmentation de taille de ces larves par rapport à celles des espèces ditropes voisines.

On constate chez les nymphes et les adultes des genres totalement monoxènes une réduction de la taille, des proportions des pattes, de la sclérification et de la pigmentation, vraisemblalement

Source : MNHN, Paris

corrélative de la faible activité des adultes. Il y a par ailleurs régression d'autres caractères : effacement du sillon subanal et des sillons marginaux réduction ou effacement des sillons des festons, ovalisation du stigmate et réduction du nombre des gobelets, réduction du nombre des soies ventrales des pédipalpes. Ces modifications sont peut-être simplement relatives à la diminution de taille.

Les *Boophilus* et *Margaropus*, qui dérivent des *Rhipicephalus*, présentent des plaques ventrales chez les mâles. Les *Anocentor*, issus des *Dermacentor*, n'en ont pas, mais peuvent avoir des coxae IV élargies.

5) Conclusions sur les *Amblyommidae*.

Au total la différenciation morphologique est maximale chez les *Amblyommidae* adultes, en corrélation avec le fait qu'ils se sont associés à tous les hôtes disponibles dans tous les milieux. Chez les larves et les nymphes, la différenciation générique existe, mais la différenciation spécifique n'est observée que chez les genres ou sous-genres anciens (*Amblyomma, Haemaphysalis*) ; elle est plus difficile dans les genres récents (*Dermacentor, Hyalomma, Rhipicephalus*) et ne permet de reconnaître le plus souvent que des groupes d'espèces. En tout état de cause, c'est dans la famille des *Amblyommidae* que les conceptions systématiques offrent le moins de divergences parmi les spécialistes, au contraire de ce qui se passe chez les *Ixodidae* et les *Argasidae*.

B. — ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE CHEZ LES *IXODIDAE*

En raison de leurs exigences hygrométriques, les *Ixodidae* ont occupé des milieux moins variés que les *Amblyommidae*, surtout en ce qui concerne les formations ouvertes. Il n'y a pas eu d'adaptations morphologiques particulières envers les ongulés. On ne constate donc pas chez les *Ixodidae* les mêmes séries évolutives parallèles entre tiques et hôtes que l'on observe chez les *Amblyommidae*. A part quelques structures originales, anciennes, dans l'ensemble des espèces la morphologie est relativement uniforme et conservatrice, même s'il y a de nombreuses variations de détail.

L'absence chez les *Ixodidae* de solution morphologique ou biologique propre à une adaptation particulière envers les Ongulés fait que cette famille se prête mal aux considérations qui constituent la perspective de notre sujet.

C. — ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE CHEZ LES *ARGASIDAE*

La morphologie est encore plus uniforme parmi les espèces d'*Argasidae* que chez les *Ixodidae*. L'association de nombreux *Alectorobius s.str.* avec des oiseaux côtiers fait supposer qu'ils ressemblent aux parasites les plus anciens. Ils ont pu évoluer ultérieurement soit en direction des s.g. *Theriodoros*/*Pavlovskyella* et des *Ornithodoros*, soit vers les *Argas* et dérivés.

La capsule de Haller est toujours fermée. Les structures suivant les espèces, les sous-genres ou les genres sont assez diverses (vestibules, diverticules, annexes, etc.), mais il manque une étude d'ensemble récente sur le sujet pour qu'il soit possible d'en tenir compte ici.

Le fait biologique fondamental chez les *Argasidae* est l'association avec un hôte à gîte particulier (nid, terrier, fissure de muraille, d'arbre, etc.). Les repas sont en nombre variables pour la quasi-totalité des espèces ; ils sont courts (15-30 minutes) pour les pré-adultes et les adultes, ils sont longs (1-10 jours) pour les larves. Corrélativement, les hypostomes des adultes sont brévilignes, à petit nombre de denticulations (vestigiales si les adultes ne sont pas hématophages) ; chez les larves, ils sont médiolignes-longilignes si le repas est très long (4-10 jours) ou brévilignes s'il est relativement court (12-36 heures).

Source : MNHN, Paris

1) *Alectorobius* (et sous-genre), *Argas* (et sous-genres), *Carios*, *Theriodoros* (et sous-genres), *Microargas*, *Antricola*, *Parantricola*, *Nothoaspis*.

A ces genres appartiennent des espèces parasites de reptiles, d'oiseaux, de mammifères marsupiaux, insectivores, rongeurs, chiroptères. Les adaptations morphologiques des larves et des adultes sont fonction de la taille et de la biologie des hôtes ; les différences entre les taxons relèvent plus de la dérive génétique que de l'effet d'une pression sélective manifeste par adaptation à des milieux ou des types d'hôtes nouveaux.

2) *Ogadenus*.

Par leur morphologie ils sont encore très proches des *Argas*, mais présentent certains caractères qui seront ceux des *Alveonasus*. Les mamelons tégumentaires, associés en chaînes lâches chez les *Argas* et *Secretargas*, sont jointifs chez *Ogadenus* et forment un réseau cordé polygonal. Il s'agit de parasites d'ongulés ou de carnivores, peut-être de reptiles en ce qui concerne les larves, dans des grottes ou sous abri rocheux, dans les steppes arides d'Afrique intertropicale.

3) *Alveonasus*, *Otobius*.

L'évolution des *Alveonasus* correspond à l'adaptation aux Ongulés, aux Carnivores, aux Hystricomorphes dans des zones arides. L'habitat va des abris sous roche aux grottes. La morphologie, des adultes, dérivée de celle des *Ogadenus*, perd le repli périphérique strié (la localisation de repos n'est plus dans les fissures de parois) mais conserve le réseau cordé à aspect madréporique. Par ailleurs les mouvements au sol doivent s'accompagner d'activité fouisseuse, car les tarses présentent plusieurs protubérances dorsales.

Chez les *Otobius*, le tégument adulte madréporique est en réseau très fin ; l'hypostome n'a plus de denticulation : les adultes ne sont plus parasites. Il n'y a pas de protubérances sur leurs tarses.

Les larves de ces deux genres, à hypostomes longilignes ou médiolignes, ont des plaques dorsales. Celles d'*Otobius megnini* présentent deux paires d'ocelles, en relation avec la situation en habitat ouvert. Les adultes n'ont pas de volets camérostomiens.

4) *Alectorobius* (*s.g. Ornamentum*).

L'adaptation aux ongulés, réalisée dans la lignée des *Argas* par les *Alveonasus* et *Otobius*, l'est également dans la lignée directe des *Alectorobius* par les s.g. *Ornamentum*. L'habitat est en situation ouverte, constitué par le sol meuble des lieux de repos ou de rassemblement d'Ongulés domestiques ou sauvages en Amérique. Les adaptations consécutives sont l'existence de deux paires d'ocelles chez les larves, les nymphes et les adultes ; la présence de protubérances doubles sur les tarses et les tibias des nymphes et des adultes permet l'activité fouisseuse.

Des *Alectorobius* classés pour le moment dans le sous-genre *Pavlovskyella*, *Al. rostratus* et *Al. nicollei*, ont la même biologie qu'*Al. (Ornamentum) coriaceus*. Ils ont de même des protubérances (coniques) sur les tarses et les tibias, mais n'ont pas d'ocelles. Ils justifieraient la création d'un sous-genre, à moins qu'*Ornamentum* puisse les recevoir après amendement.

Chez toutes ces espèces, il n'y a plus de volets camérostomiens.

5) *Ornithodoros*.

C'est l'aboutissement de l'adaptation aux Ongulés à partir des s.g. *Pavlovskyella*. L'habitat peut être un terrier de dimension moyenne ou grande, fréquenté par des tortues terrestres ou des phacochères (*O. moubata*, *O. porcinus*) ; ou le sol sableux en zone aride autour des points de repos ou d'abreuvement (*O. savignyi*). Les larves ne sont pas hématophages, sont très fugaces et donnent très rapidement des pré-adultes I. Chez les adultes les volets du camérostome manquent, le sillon postanal transverse

Source : MNHN, Paris

est effacé ; les tarses possèdent des protubérances dorsales. Chez *O. savignyi*, 4 ocelles sont présents.

6) Conclusions sur les *Argasidae*.

La grande majorité des espèces (145/160) vit dans des milieux fermés, peu diversifiés. Certaines particularités morphologiques résultent d'une adaptation au mode de vie dans le milieu (repli périphérique des *Argas*, protubérance des articles des pattes chez les espèces fouisseuses, ocelles chez les stases actives en milieu ouvert). La morphologie apparaît donc comme uniforme, surtout chez les adultes, évidemment en rapport avec le peu de variétés des milieux. La différenciation des larves est plus poussée ; ce sont elles le plus souvent qui présentent les critères spécifiques les plus évidents.

Chez les *Argasidae*, comme chez les *Ixodidae*, et d'une manière plus accusée, les conceptions taxonomiques ne sont pas stabilisées. Mais si l'uniformité morphologique semble encore plus grande que chez les *Ixodidae*, les *Argasidae* offrent cependant, à l'image des *Amblyommidae* mais à un moindre degré, des exemples d'innovations morphologiques et biologiques par adaptation aux Mammifères de grande taille, principalement les Ongulés.

NOTES ET DISCUSSIONS SUR LES UNGULÉS ET LEURS PARASITES

Bain expose brièvement la façon dont elle conçoit l'évolution des espèces du genre *Onchocerca*, filaires parasites d'Ongulés n'ayant qu'un seul représentant chez l'homme.

L'espèce morphologiquement la plus primitive est parasite de l'âne domestique en Afrique : il n'y a aucune évolution parallèle (coévolution) entre hôtes et parasites.

Elle suppose que le genre *Onchocerca* est fondamentalement africain et demande quelle est l'ancienneté relative des Suidae, Camelidae et Cervidae en Asie et en Afrique.

— Les dates lui sont fournies par Hoffstetter et Heintz ; son hypothèse sur l'origine du genre *Onchocerca* est mise en doute puisque les Camelidae et Equidae viennent d'Amérique.

Chabaud pense qu'il y a des difficultés de dialogue entre parasitologistes et paléontologistes dès que l'on quitte le problème des coévolutions.

En effet, ce qui semble importer avant tout aux parasites (et aux parasitologistes) est la date d'apparition de l'hôte actuel. Une chauve-souris est un animal « ancien », car le Rhinolophe de l'éocène était problablement presque identique à l'actuel et il avait, semble-t-il, les mêmes parasites. Au contraire, une vache de l'éocène n'a rien à voir avec nos vaches actuelles.

Par ailleurs, un parasite peut manifester son intolérance au niveau de la différence spécifique, ou générique, ou familiale.

Il y a donc, à plusieurs niveaux, des barrières arbitraires qui font qu'en dehors du problème relativement simple de la coévolution, les échanges d'information entre les 2 disciplines sont complexes ; la notion essentielle d'ancienneté relative est très difficile à définir.

Source : MNHN, Paris

CESTODES IN MAMMALS : THE ZOOGEOGRAPHY OF SOME PARASITE-HOST ASSEMBLAGES

BY

R. L. RAUSCH

" Manche Thiere haben, ihnen ganz eigene, Eingeweidewürmer, die in anderen Thieren nicht gefunden werden. "
Johann Gottfried Bremser, 1819.

The Recent mammalian fauna of the region around Bering Strait (between ca. long. 150° E, in Eurasia, and long. 140° W, in North America) comprises more than 70 species, representing approximately 40 genera. These species can be arranged in five categories on the basis of their origins and distribution (Table 1) (cf. Rausch, 1977). The cestodes in most of these mammals are relatively well known, but further taxonomic revisions will be reuqired to establish the identities and distributional status of species in shrews (Soricidae) and in some rodents of the family Arvicolidae.

TABLE 1. — Composition of the Recent terrestrial mammalian fauna around Bering Strait (between ca. long. 150° E and long. 140° W).

I. Circumpolar, associated with coastal tundra and/or sea-ice (2 species).
- *Alopex lagopus*
- *Ursus maritimus*

II. Holarctic (15 species).
- *Sorex arcticus*
- *S. cinereus*
- *Citellus parryi*
- *Clethrionomys rutilus*
- *Microtus oeconomus*
- *Lemmus sibiricus*
- *Canis lupus*
- *Vulpes vulpes*
- *Ursus arctos*
- *Mustela erminea*
- *Mustela nivalis*
- *Gulo gulo*
- *Felis lynx*
- *Rangifer tarandus*
- *Alces alces*

III. Beringian endemics (4 species).
West (Eurasia)
- *Marmota camtschatica*

East (North America)
- *Marmota broweri*
- *Microtus abbreviatus* (including *M. miurus*)
- *Lepus othus*

IV. Palaearctic species *
Chukotsk Peninsula (24 species)
- *Sorex* (6)
- *Neomys* (1)
- *Eptesicus* (1)
- *Myotis* (1)
- *Lepus* (1)
- *Ochotona* (1)
- *Pteromys* (1)
- *Sciurus* (1)
- *Tamias* (1)
- *Marmota* (1)

Source : MNHN, Paris

Apodemus (1)
Myopus (1)
Alticola (1)
Microtus (2)
Clethrionomys (1)
Martes (1)
Lutra (1)
Ovis (1)

V. Nearctic species *

Alaska (31 species)
Sorex (2)
Microsorex (1)
Myotis (1)
Lepus (2)
Ochotona (1)
Glaucomys (1)
Tamiasciurus (1)
Tamias (1)
Marmota (3)
Peromyscus (1)
Zapus (1)
Castor (1)
Synaptomys (1)
Ondatra (1)
Microtus (4)
Erethizon (1)
Canis (1)
Ursus (1)
Mustela (1)
Martes (1)
Lutra (1)
Oreamnos (1)
Ovibos (1)
Ovis (1)

TOTAL : 72 species.

Two species, the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps, and the arctic fox, *Alopex lagopus* L., have a circumpolar distribution. No host-specific helminths are known from the polar bear.

Cestodes of three species, *Taenia crassiceps* Zeder, 1800, *T. polyacantha* Leuckart, 1856, and *Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863, characteristically occur in the arctic fox throughout most of its geographic range (not including Greenland and some arctic islands where intermediate hosts are absent). These cestodes, not strictly host-specific, occur also in foxes of the genus *Vulpes*. They seem clearly to be of palaearctic origin, having extensive geographic ranges in Eurasia.

In North America, *T. crassiceps* occurs throughout the zone of tundra, but it is present also in red foxes, *Vulpes vulpes* L., at lower latitudes in the eastern part of the continent. However, because of early introductions of red foxes from Europe, the cestode might also have been introduced. *T. polyacantha* is known only from the zone of tundra. Such was the case also with *E. multilocularis*, but this cestode has become established only recently in central North America, apparently having been dispersed by arctic foxes emigrating southward from the zone of tundra bordering the western shore of Hudson Bay (Rausch, 1984).

The arctic fox is of palaearctic origin, and probably spread into Beringia during the late Pleistocene. The geographic ranges of *T. polyacantha* and *E. multilocularis* are compatible with this concept.

Comparatively few host-specific cestodes are known from holarctic species of mammals, but these few are of particular zoogeographic interest.

The assemblage comprised of the arctic ground squirrel, *Citellus parryi* (Richardson), an anoplocephalid cestode, *Anoplocephaloides transversaria* (Krabbe, 1879), and presumably, an oribatid mite as intermediate host exhibits some unusual features, which can be discussed only with reference to cestodes in marmots, *Marmota* spp.

As has been reported by Rausch and Rausch (1971), marmots in Eurasia and North America have distinct cestode-faunas, involving species of the families Anoplocephalidae and Catenotaeniidae. In Eurasian marmots, from Middle Asia to the west, occur *Anoplocephaloides transversaria*, *A. ryjikovi* (Spasskii, 1950), and *Ctenotaenia marmotae* (Frölich, 1802) ; in North America, *Diandrya composita* Darrah, 1930 and *Catenotaenia reggiae* Rausch, 1951. The genus *Marmota* is of nearctic origin, with a stratigraphic range in Eurasia extending back to the Villafranchian. It is thus evident that the two cestode-faunas were acquired independently by the two groups of marmots since their separation in the early Pleistocene. With the exception of *A. transversaria*, these cestodes have been recorded only from members of the genus *Marmota*.

* Number of species follows name of genus. List includes Beringian endemics (III, above) but does not include the still undetermined number of species of varying lemmings (genus *Dicrostonyx*).

Source : MNHN, Paris

In the course of dispersal of *Marmota* westward across Beringia, it appears that a population was left in the Beringian region, and that this early-Pleistocene form was the precursor of two Recent species, *M. camtschatica* (Pallas) and *M. broweri* Hall and Gilmore, which respectively inhabit the mountains of northeastern Siberia and the Brooks Range in northern Alaska. The apparent absence of any cestodes in *M. camtschatica* (see Kapitonov, 1963 ; Ryzhikov *et al.*, 1978) indicates that the Beringian population of marmots became disjunct before any cestodes were acquired, and that there was no subsequent contact with marmots in Middle Asia through which transfer of cestodes could occur. The presence of the two nearctic species of cestodes in *M. broweri* can be attributed to transfer following secondary contact with the nearctic *Marmota caligata* (Eschscholtz), which extended its range northward into northwestern North America during post-glacial time. A second species of nearctic marmot, *M. monax* L., also spread into what is now Alaska during post-glacial time, but there are no records of cestodes from it.

The presence of *A. transversaria* in the Amphiberingian ground squirrel, *C. parryi*, has been recognized only recently, following the collection of material on the Chukotsk Peninsula. Comparisons with the type of *A. transversaria* and with *A. wigginsi* (Rausch, 1954), described from *C. parryi* in arctic Alaska, disclosed that only a single species was represented. However, the nearctic form differed in arrangement of the genital pores, which were irregularly alternating, rather than unilateral as in the Eurasian specimens. This appears to represent the first reported example of allopatric morphologic divergence at the infraspecific level in a cestode in a single species of host. As it may be assumed that the distribution of *C. parryi* in Beringia was continuous during the last glacial period, it follows that this divergence has occurred since rising sea-level separated the Eurasian and North American populations, approximately 12,000 years ago.

The cestode fauna of rodents in the family Arvicolidae is composed of numerous species representing mainly the families Hymenolepididae and Anoplocephalidae. The distributional status of some species in the genera *Hymenolepis* Weinland, 1858 *sensu lato*, *Andrya* Railliet, 1893, and *Anoplocephaloides* Baer, 1923 is still uncertain, pending further taxonomic revision. Consequently, the number of holarctic species has not been determined. In general, host-specificity is not strongly expressed in cestodes occurring in these rodents.

One of the holarctic species in voles of the genus *Microtus* is *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783), which has an extensive geographic distribution in the Palaearctic. In North America, this cestode has been recorded only from the northern vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), which also has an extensive range in the Palaearctic, and from the nearctic representative of the subgenus *Stenocranius*, *M. abbreviatus* Miller (including *M. miurus* Osgood). *M. abbreviatus* is a Beringian endemic, whose present range hardly exceeds the geographic limits of the former Beringian Refugium. The distribution of *M. oeconomus* in North America indicates that it was a late Pleistocene immigrant to Beringia, from which it dispersed eastward during post-glacial time. *P. omphalodes* apparently spread into Beringia with the northern vole, and was transferred to the indigenous *M. abbreviatus*.

The brown lemming, *Lemmus sibiricus* (Kerr), is a holarctic species whose presence in Beringia dates from the Villafranchian at Cape Deceit. Rausch and Rausch (1975) considered that the distribution of the brown lemming would have been continuous in the arctic lowlands of northeastern Siberia and Beringia during glacial periods. This concept is supported by the widespread occurrence of a host-specific cestode, *Anoplocephaloides lemmi* (Rausch, 1952), which has been recorded in Iakutia (Gubanov and Fedorov, 1970), Chukotka (Rausch and Smirnova, unpublished), Alaska (Rausch, 1952), and on the western coast of Hudson Bay, at Rankin Inlet (Rausch, unpublished).

Some cestodes in carnivores of the family Mustelidae are of interest, relative to the zoogeography of parasite-host assemblages. *Taenia martis americana* Wahl, 1967 occurs in martens, *Martes* spp., in eastern Eurasia and in North America, whereas *T. m. martis* (Zeder, 1803) is a parasite of mustelids in western Eurasia. The holarctic distribution of the former supports the concept, based on morphologic and other criteria, that the palaearctic *Martes zibellina* L. and the nearctic *M. americana* (Turton) are closely related or, perhaps, conspecific. The fossil record indicates that *Martes* invaded North America from the Palaearctic during early Würm time.

Taenia twitchelli Schwartz, 1924 is a host-specific cestode in the wolverine, *Gulo gulo* L., in the

Source : MNHN, Paris

Nearctic. The parasite-host assemblage, additionally involving rodents, typically *Marmota* spp., as intermediate host seems to have arisen following the dispersal of wolverines into Beringia during the late Pleistocene. Morphologically, *T. twitchelli* most closely resembles *T. martis*, from which it may be derived. Thus far, there are no published records of cestodes in the wolverine in Eurasia.

Cestodes of zoogeographic interest occur in various of the nearctic species of mammals. The present discussion is limited to those occurring in pikas, *Ochotona* spp., and in sheep, *Ovis* spp., which appear to have had similar distributional histories.

According to Thenius (1972), the leporid and ochotonid lines diverged during the Eocene, and the earliest definitely recognizable ochotonids are known from the Oligocene of Eurasia. Thereafter, radiation led to dispersal to Africa and to North America (Miocene). The family is represented by a single Recent genus, *Ochotona*, of which all but two species are palaearctic. The two species in western North America are derived from a late Pleistocene precursor which spread from Beringia. The affinities of the nearctic species would appear to be with *O. hyperborea* (Pallas), which occurs widely in northeastern Siberia as well as on the islands of Hokkaido and Sakhalin. However, karyologic studies have shown that the latter has a diploid number of only 40, whereas that of the nearctic species, *O. princeps* (Richardson) and *O. collaris* (Nelson), is 68. The nearctic species have the same diploid number as the palaearctic *O. pusilla* (Pallas), which Vorontsov and Ivanitskaia (1973) considered to have the most primitive karyotype of any species thus far investigated. Consequently, *O. hyperborea* may represent a late Pleistocene migrant from the south.

Pikas would seem to have had an extensive geographic distribution in western North America during the last interglacial, after which disruption of their range by the last (Würm) glaciation left populations in Beringia and to the south of the continental ice. The populations diverged, as indicated by differences in karyotypes (Rausch and Ritter, 1973), and have remained widely disjunct.

The pikas have distinctive helminth faunas, indicative of a long process of coevolution in Eurasia. Their cestodes represent three genera, of which two, *Diuterotaenia* Gvozdev, 1961 and *Ectopocephalium* Rausch and Ohbayashi, 1974, are monotypic, known respectively from Siberia and Nepal. The genus *Schizorchis* Hanson, 1948 is polytypic, represented by two species in North America and an undetermined number in Eurasia. It was considered earlier that the presence of *S. ochotonae* Hanson, 1948 and *S. caballeroi* Rausch, 1960 in *Ochotona princeps* and *O. collaris*, respectively, was indicative of divergence paralleling that in their hosts. However, the recent identification of *S. caballeroi* from the southern *O. princeps* indicates that the relationships involved are more complex. Morphologically, *S. caballeroi* more closely resembles the cestodes, tentatively designated *S. altaica* Gvozdev, 1951, in *O. hyperborea* in Chukotka. A distinctive species, *S. yamashitai* Rausch, 1963, occurs in *O. hyperborea* on the island of Hokkaido, to which it spread in the late Pleistocene (Kotani, 1969). Additional collections of cestodes from pikas will be required to establish the identity and distribution of *Schizorchis* spp. in Eurasia.

The two nearctic species of sheep, *Ovis dalli* Nelson, in the Beringian region, and *O. canadensis* Shaw, in southwestern North America, appear to have had a distributional history similar to that of the pikas. As determined by Vorontsov *et al.* (1972) and Korobitsyna *et al.* (1974), the Amphiberingian precursor of the two nearctic species and of *O. nivicola* Eschscholtz in northeastern Siberia probably had a diploid number of 54 chromosomes. Segregation of the western and eastern populations might have occurred as late as the penultimate glacial period, after which the latter dispersed southward from Beringia, probably forming a continuous population in western North America during the last interglacial. As in the case of *Ochotona*, disjunct northern (Beringian) and southern populations were segregated by the subsequent glaciation. Divergence led to the differentiation of the three Recent species. The two in North America retained the ancestral number of 54 chromosomes, whereas the number in *O. nivicola* was reduced to 52 by a centric fusion (Voronstov and Liapunova, 1973).

A host-specific cestode, *Wyominia tetoni* Scott, 1941, was described from *Ovis canadensis* and later (1961) recorded from *Ovis dalli* in the Wrangell Mountains of Alaska (Rausch, unpublished). Since *W. tetoni* is not known from *Ovis* spp. in Eurasia, formation of the parasite-host assemblage must have occurred following the segregation of western and eastern populations in Beringia, but

Source : MNHN, Paris

before the subdivision of the latter by the last (Würm) glaciation. These findings support the concept that the two nearctic species of sheep are derived from a common, late Pleistocene precursor.

From the limited data now available, it is evident that some parasite-host assemblages as here conceived can be traced back at least to the penultimate glacial period. Divergence in cestodes of a given genus may or may not parallel genetic and/or phenotypic divergence in the host, as demonstrated by the greater age of the species of cestode in some assemblages. This indicates that speciation in the mammalian host does not in itself necessarily involve selection pressures that would affect the fundamental relationship of the component organisms. Although maximal ages can be established for some assemblages, minimal ages can be deduced only within broad limits.

REFERENCES

Gubanov, N. M., and Fenorov, K. P., 1970. — Fauna gel'mintov myshevidnykh gryzunov Iakutii, pp. 18-47 in *Fauna Sibiri*, A. I. Cherepanov, Ed. Sibirsk. Otdel. Akad. Nauk SSSR, Nauka, Novosibirsk.

Kapitonov, V. I., 1963. — Ekologiia chernoshapochnogo surka i perspektivy ego khoziaistvennogo ispol'zovaniia. Diss. Akad. Nauk Kirgiz. SSR, Alma-Ata.

Korobitsyna, K. V., Nadler, C. F., Vorontsov, N. N. and Hoffmann, R. S., 1974. — Chromosomes of the Siberian snow sheep, *Ovis nivicola*, and implications concerning the origin of Amphiberingian wild sheep (subgenus *Pachyceros*). *Quat. Res. 4* : 235-245.

Kotani, Y., 1969. — Upper Pleistocene and Holocene environmental conditions in Japan. *Arctic Anthrop. 2* : 133-158.

Rausch, R. L., 1952. — Studies on the helminth fauna of Alaska. XI. Helminth parasites of microtine rodents — taxonomic considerations. *J. Parasitol. 38* : 415-444.

Rausch, R. L., 1977. — O zoogeografii nekotorykh Beringiiskikh mlekopitaiushchikh. pp. 162-177 in *Uspekhi Sovremennoi Teriologii*, V. E. Sokolov, Ed. Nauka, Moskva.

Rausch, R. L., 1981. — Taeniidae. (Supplement to Taeniidae, Chapt. LIII in *Diseases Transmitted from Animals to Man*, W. T. Huhhert, W. F. McCulloch, and P. R. Schnurrenherger, Eds.) Iowa St. Univ. Press, Ames. In press.

Rausch, R. L. and Rausch, V. R., 1971. — The somatic chromosomes of some North American marmots (Sciuridae), with remarks on the relationships of *Marmota broweri* Hall and Gilmore. *Mammalia 35* : 85-101.

Rausch, R. L. and Rausch, V. R., 1975. — Taxonomy and zoogeography of *Lemmus* spp. (Rodentia : Arvicolinae), with notes on laboratory-reared lemmings. *Z. f. Säugetierk. 40* : 8-34.

Rausch, V. R. and Ritter, D. G., 1973. — Somatic chromosomes of a male collared pika, *Ochotona collaris* (Nelson) (Lagomorpha : Ochotonidae). *Mamm. Chrom. Newsl. 14* : 109-111.

Ryzhikov, K. M. (Ed.), 1978. — *Opredelitel' gel'mintov gryzunov fauny SSSR. Tsestody i Trematody*. Nauka, Moskva.

Thenius, E., 1972. — *Grundzüge des Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eine historische Tiergeographie*. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Vorontsov, N. N. and Ivanitskaia, E. Iu., 1973. — Sravitel'naia kariologiia pishchukh (Lagomorpha, Ochotonidae) severnoi Palearktiki. *Zool. Zhur. 52* : 584-588.

Vorontsov, N. N., Korobitsyna, K. V., Nadler, Ch. F., Khoffman, R., Sapozhnikov, G. N. and Gorelov, Iu. K., 1972. — Tsitogeneticheskaia differentsiatsiia i granitsy vidov u nastoiashchikh haranov (*Ovis* s. str.) Palearktiki. *Zool. Zhur. 51* : 1109-1122.

Vorontsov, N. N. and Liapunova, E. A., 1973. — Genetika i problemy transberingiiskikh sviazei golarkticheskikh mlekopitaiushchikh. pp. 151-154 in *Beringiiskaia susha i ee znachanie dla razvitiia golarkticheskikh flor i faun v Kainozoe*. Tez. dokl. Vses. simpoz., Khaharovsk.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

ANDERSON. — Have you any idea of the origin of species of tapeworms in *Ovis* in North America ?

RAUSCH. — *Wyominia* does not have morphologic features by which its derivation can de determined.

ANDERSON. — Can you say any thing about the possible role of pleistocene extinction ?

RAUSCH. — It is obvious that helminths become extinct il their host species become extinct. Helminths with a relatively wide host range would stand a better chance of surviving in a period such as the Pleistocene faunal disruptions. An example for North America would be *Equus* spp. and their parasites which disappeared in North America but survived in The Old World.

SCHAD. — Is anything known about the pinworms (*Skrjabinema*) of *Ovis dalli* and *Ovis nivicola* ?

RAUSCH. — No.

SCHAD. — They should prove interesting. *Skrjabinema* occurs in *Ovis canadensis*.

SPRENT. — You mentioned in your paper that *T. solium* and *T. saginata* can only have been human parasites fro 16.000 years. Do you think this time span is long enough for the establishment of such a high degree of specificity together with the actual morphologic differentiation of the scolex in *T. saginata* ?

CHABAUD. — Certains parasites semblent capables d'une évolution très rapide. Par exemple, un Digène apparemment endémique chez un bovidé domestique malgache. L'exemple le plus étonnant que je connaisse est celui d'*Heligmosomoides polygyrus* étudié par Marie-Claude Desset.

C'est un parasite du Mulot ou de la Souris domestique d'Europe occidentale. Il effectue une spéciation bien perceptible morphologiquement chez la souris domestique des États-Unis, puis une seconde spéciation chez certains Cricétidés nord-américains. Donc 2 spéciations successives en 300 ans.

BEVERIDGE. — Do you have any comments to make on the morphology of *Anoplocephaloides* species on either side of the Bering Strait ? The reason for the question is that *Ctenotaenia marmotae* from the European marmot seems to have risen from species of *Anoplocephaloides* peculiar to this host. In contrast, in America, *Pseudacittotaenia* seems to have arisen from North American species of *Anoplocephaloides* from American hosts.

RAUSCH. — Two species of *Anoplocephaloides* are holarctic : *A. transversaria* in Marmota, and *A. lemmi* in *Lemmus*. Infraspecific variation has been mentioned. There appears to be one other holarctic species in *Microtus*, but its status has not been resolved. I do not recognize any particular morphologic pattern with respect to these Cestodes east and west of Bering Strait.

PETTER F. — Avez-vous des informations concernant les rapports des lièvres arctiques avec *Lepus timidus* ?

RAUSCH. — The three species, *Lepus timidus*, *L. othus* and *L. arcticus*, are very similar. From cranial characters, multivariate analysis has shown that they lall into discrete groups. Their chromosomes have not yet been adequately compared.

BEVERIDGE. — Regarding species of *Lepus*, one cestode *Mosgovojia pectinata* is remarkably uniform from *Lepus* spp. in Africa, Europe, Asia, and Alaska. It gives no real information on the *Lepus* spp. on either side of the Bering Strait, but different forms of the species do exist in *Sylvilagus* and in the more southern American species of *Lepus* e.g. *L. townsendi*.

HUGOT. — Les oxyures de Leporidés appartenant au genre *Passalurus* comprennent deux espèces. La plus primitive, *P. nonanulatus*, est la plus largement répandue, puisqu'on la rencontre de l'Amérique du Sud à l'Afrique du Sud, en passant par l'Asie et l'Europe ; dans le nouveau monde chez *Lepus americanus*, *Sylvilagus floridanus* et *Romerolagus diazi* ; dans l'ancien monde chez *Lepus sinensis*, *Lepus granatensis* et *Pronolagus crassicaudatus*. La seconde espèce, *P. ambiguus*, plus évoluée, semble être limitée à l'aire de répartition d'*Oryctolagus cuniculus* et de *Lepus capensis* (= *europeus* d'après F. Petter). Cette dernière espèce n'a été signalée qu'une seule fois chez un autre hôte, en Amérique du Nord, et il semble qu'il s'agisse soit d'une erreur, soit de la capture par un hôte autochtone d'un parasite introduit par le lièvre européen qui a été acclimaté dans la même région.

Source : MNHN, Paris

HELMINTHES DE MICROMAMMIFÈRES. SPÉCIFICITÉ, ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE DES CESTODES AROSTRILEPIDIDAE MAS-COMA ET TENORA, 1981 (CYCLOPHYLLIDEA : HYMENOLEPIDOIDEA)

PAR

S. MAS-COMA

INTRODUCTION

Le problème de la spécificité parasitaire est très complexe. On ne peut jamais généraliser. Chaque cas concret doit être analysé individuellement. Une association parasite-hôte doit être étudiée en un endroit et en un moment déterminés et les variations constatées peuvent poser la question du concept d'espèce en Parasitologie.

Pour les Helminthes (voir CHABAUD, 1971), on admet généralement que :

— les Cestodes ont une spécificité phylogénique (l'ancêtre du parasite étant supposé parasite de l'hôte ancestral) ;

— les Trématodes Digènes ont une spécificité écologique (liée avant tout au régime alimentaire de l'hôte) ;

— les Nématodes ont une spécificité intermédiaire, avec passage d'un groupe animal à un autre, ce passage entraînant une rapide spéciation (phénomène de capture).

Chez les Micromammifères, on trouve fréquemment des exemples s'opposant nettement à ces notions schématiques. Parmi les Cestodes, l'eurixenie de *Hymenolepis diminuta* chez les Mammifères (MAS-COMA, TENORA & GALLEGO, 1980) s'oppose à la sténoxenie des Hymenolepidoïdés de Soricidés (VOGE & RAUSCH, 1955 ; VAUCHER, 1971 ; HUNKELER, 1974). Parmi les Digènes, l'endémicité des espèces des genres *Omphalometra* et *Ityogonimus*, parasites de Talpidés (MAS-COMA & ROSET, 1981), s'oppose à celle des espèces de *Plagiorchis* (BLANKESPOOR, 1974) et *Brachylaima* (JOYEUX, BAER & TIMON-DAVID, 1934), parasites de Vertébrés. Parmi les Nématodes, la stricte spécificité de *Stefanskostrongylus soricis* et *Paracrenosoma combesi* pour *Sorex minutus* et *Crocidura russula* respectivement (MAS-COMA, 1977), ou celle des espèces de *Syphacia* pour des espèces déterminées de Rongeurs (TENORA & MESZAROS, 1975) s'oppose à l'eurixenie montrée par *Capillaria hepatica* chez les Mammifères (VARGA & MESZAROS, 1978).

Toutes ces considérations nous rappellent que la base fondamentale de la spécificité doit être recherchée dans l'âge évolutif de l'association hôte-parasite. Selon que l'association est plus ou moins ancienne, la dépendance physiologique atteinte sera ou plus grande ou plus petite. Le temps nécessaire pour arriver à une sténoxenie dépendra des natures du parasite, de l'hôte, de l'endroit géographique et des particularités écologiques du parasite et de l'hôte. Pourtant des micromammifères primitifs comme *Eliomys quercinus* ou *Elephantulus rozeti* montrent des helminthofaunes hétérogènes

Source : MNHN, Paris

composées par des espèces a spécificité parfois très stricte, parfois peu marquée (Mas-Coma, 1978 ; Quentin, 1978).

La spécificité parasitaire est donc fondamentalement fonction de la spécialisation physiologique et de l'âge évolutif. Cette compatibilité physiologique nous suggère que parasite et hôte doivent avoir évolué fréquemment ensemble. Une telle spécificité phylogénique a été utilisée plusieurs fois pour résoudre des problèmes taxonomiques au niveau de l'hôte (Thenius, 1979). Dans ce sens, les éléments les plus utiles et significatifs sont constitués évidemment par les espèces parasites les plus spécifiques.

LA FAMILLE AROSTRILEPIDIDAE

Nous avons choisi d'exposer le cas concret d'un groupe de Cestodes constitué par des espèces parasites de Rongeurs, Insectivores et Lagomorphes. A partir de connaissances sur les hôtes, il s'agit de comprendre la configuration naturelle d'une série d'espèces parasites arrivées jusqu'à nos jours et de réfléchir sur le fait, dans une systématique appropriée.

L'analyse détaillée des spectres d'hôtes et de la paléobiogéographie de ceux-ci, nous a permis d'entrevoir, parmi les Cestodes du groupe problématique des Hymenolepidoidea de Mammifères, l'évolution suivie par les espèces à scolex sans rostre, et de constater l'existence de caractéristiques morpho-anatomiques chez les espèces montrant un parallélisme évident (Mas-Coma & Tenora, 1981).

La famille Arostrilepididae comprend des Hymenolepidoidés inermes, sans rostre, avec uterus final sacciforme, avec œufs à coque externe ovalaire, mince et lisse et embryophore fusiforme.

SPECTRES D'HÔTES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Les espèces comprises dans cette famille parasitent divers Mammifères des ordres Rodentia, Insectivora et Lagomorpha, tous exclusivement holarctiques. La révision de Mas-Coma & Tenora (1981) apporte les données suivantes :

A. — Parasites de Rongeurs

— *Hymenandrya thomomyis* : chez *Thomomys talpoides* (Geomyidae) aux U.S.A.
— *Vaucherilepis nanarmata* : chez *Tamiasciurus douglasii* et *Sciurus griseus* (Sciuridae) aux U.S.A.
— *Arostrilepis horrida* : chez différents Arvicolidae, Muridae et Zapodidae en Europe ; Sciuridae, Gliridae, Zapopidae, Muridae, Cricetidae et Arvicolidae en Asie ; Sciuridae, Geomyidae, Heteromyidae, Cricetidae et Arvicolidae en Amérique du Nord.
— *Arostrilepis mathevossianae* : chez *Mesocricetus brandti* (Cricetinae) en Arménie et Georgie ; chez *Clethrionomys rutilus, C. rufocanus* et *Microtus oeconamus* (Arvicolidae) dans la région de Magadan en Extrême Orient.
— *Arostrilepis skrjabiniana* : chez *Meriones persicus* (Gerbillinae) en Arménie et Turkménie.

B. — Parasites d'Insectivores

— *Corderolepis neurotrichi* : chez *Neurotrichus gibbsii* (Talpidae) aux U.S.A.
— *Cryptocotylepis anthocephala* : chez *Blarina brevicauda* (Soricidae) en Amérique du Nord.

Source : MNHN, Paris

— *Cryptocotylepis fodientis* : chez *Neomys fodiens* (Soricidae) en Europe.
— *Cryptocotylepis globosoides* : chez *Sorex araneus* et *S. raddei* (Soricidae) en Europe et Géorgie.
— *Insectivorolepis kenki* : chez *Sorex vagrans vagrans*, *S. bendirii palmeri*, *S. obscurus permiliensis* (= *S. vagrans p.* ; = *S. monticulus*), *S. pacificus* (= *S. vagrans p.*) et *S. cinereus cinereus* aux U.S.A.
— *Insectivorolepis infirma* : chez *S. araneus* et *S. minutus* en Europe.
— *Insectivorolepis globosa* : chez *Neomys fodiens* en Europe et Géorgie.
— *Mathevolepis petrotschenkoi* : chez musaraignes (non déterminées) de Sibérie.
— *Mathevolepis globosa* (espèce à status incertain) : chez *S. macropygmaeus* (= *S. caecutiens*) et *Sorex* sp. en Russie.

C. — Parasites de Lagomorphes

— *Gvosdevilepis fragmentata* : chez *Lepus capensis tibetanus*, *L. c. tolai* et *L. c. cyrensis* (Leporidae) en Kazakasthan, Turkménie et Arménie.

HYPOTHÈSE SUR L'ÉVOLUTION PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE

Mas-Coma & Tenora (1981) ont distingué parmi les Arostrilepididae trois sous-familles :

— Arostrilepidinae : espèce à strobile de longueur moyenne, segments symétriques et nombreux, testicules poraux et aporaux, utérus à évolution réticulaire. Parasites fondamentalement de Rongeurs, avec une espèce chez les Insectivores Talpidae. Quatre genres : *Hymenandrya*, *Vaucherilepis*, *Arostrilepis* et *Corderolepis*.
— Cryptocotylepidinae : espèces à strobile de longueur plus petite ou très réduite, proglottis symétriques nombreux ou non, testicules poraux et aporaux, utérus à évolution sacculaire non réticulée. Parasites d'Insectivores Soricidae Soricinae. Trois genres : *Cryptocotylepis*, *Insectivorolepis* et *Mathevolepis*.
— Gvosdevilepidinae : espèces hyperapolytiques, à strobile court et non segmenté, anneaux asymétriques se détachant en groupes qui continuent leur développement isolés dans l'intestin de l'hôte, testicules seulement poraux, utérus à évolution sacculaire non réticulée. Parasites de Lagomorphes Leporidae. Un seul genre : *Gvosdevilepis*.

L'évolution de chaque sous-famille peut se suivre avec assez de certitude en se basant sur les considérations générales données sur la spécificité des Cestodes par Joyeux & Baer (1961 : 515). Les essais évolutif et phylogénique sont schématisés respectivement sur les figures 1 et 2.

A. — La lignée des Arostrilepidinae

Les formes pluritesticulaires, plus primitives (*Hymenandrya*, *Vaucherilepis*) contiennent des espèces localisées et sporadiques (derniers restes de formes instables arrivées jusqu'à nos jours) et spécifiques d'hôtes plus archaïques (Rodentia Sciuromorpha : Geomyidae et Sciuridae), tandis que les tritesticulaires, plus modernes et stables (*Arostrilepis*) sont plus fréquentes et à extension géographique plus ample (toute la région holarctique), moins spécifiques et parasites principalement d'hôtes plus récents (Rodentia Myomorpha : surtout Cricetoidea). La seule exception est *Corderolepis*, parasite d'Insectivores (Soricomorpha : Talpidae), pour lequel on doit accepter une origine par phénomène de capture.

L'origine des Arostrilepidinae doit se chercher dans le Nouveau Monde. Leurs ancêtres furent probablement des formes archaïques d'Anoplocephalata à utérus réticulé et parasites de Rongeurs

Source : MNHN, Paris

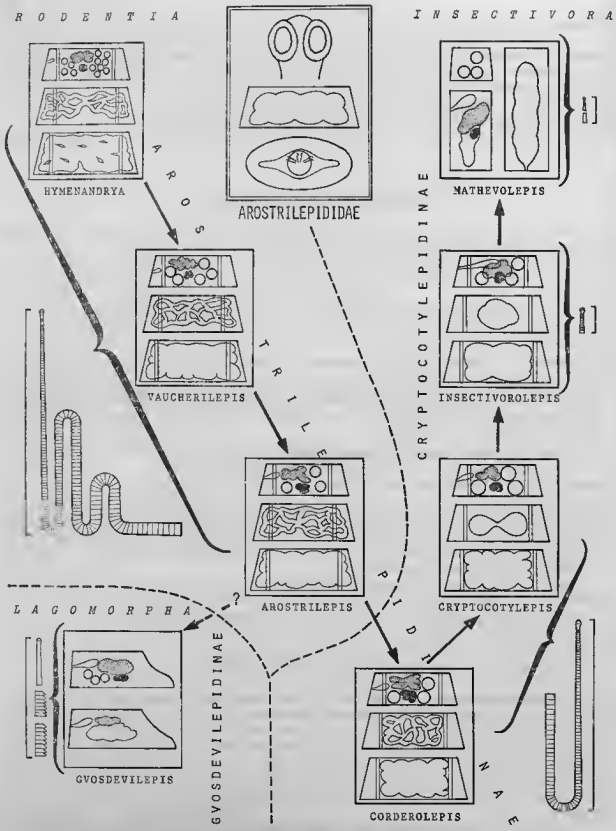
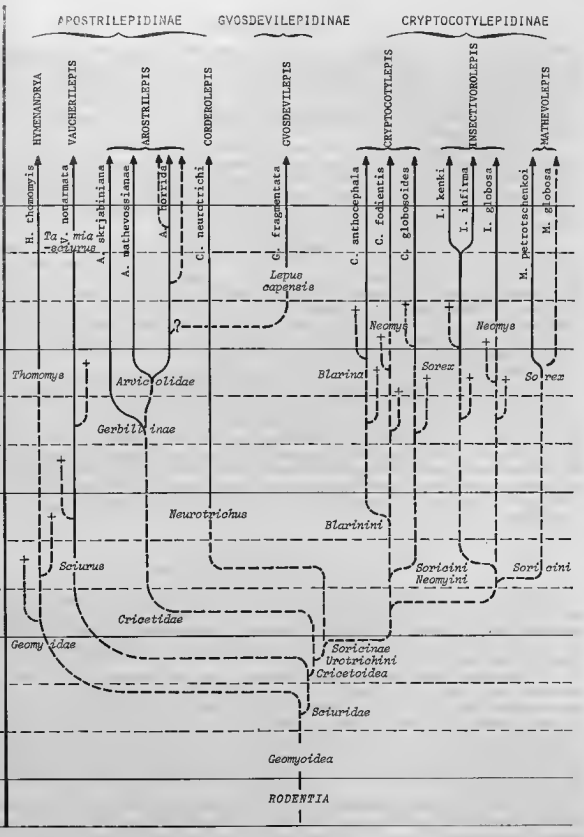


Fig. 1. — Schémade l'évolution de la famille Arostrilepididae.

Source : MNHN, Paris



– 3

Fig. 2. — Essai phylétique de la famille Arostrilepididae.

Source : MNHN, Paris

primitifs au Paléocène ou à l'Éocène en Amérique du Nord. On peut supposer une adaptation aux Geomyoidea primitifs à l'Oligocène, chez lesquels se serait amorcée la simplification testiculaire et la tendance à l'utérus sacciforme. *Hymenandrya thomomyis*, né probablement avec *Thomomyis* au Pliocène supérieur (Russell, 1968), doit être considéré comme le seul représentant arrivé jusqu'à nos jours de ce groupe de formes pluritesticulaires dont l'utérus ne donnait pas lieu encore au sac final (genre *Hymenandrya*).

Les Sciuridés, apparus à l'Oligocène moyen et diversifiés au Miocène à partir d'un centre de radiation néarctique (Thenius, 1980), fournissent de nouvelles niches à coloniser. Au cours de l'adaptation, il y a une réduction du nombre de testicules et l'utérus montre déjà une tendance à la forme sacculaire finale typique. Le seul représentant de ces formes de transition (genre *Vaucherilepis*) arrivé jusqu'à nos jours, *V. nonarmata*, a pu naître avec les Sciurinae typiques comme *Sciurus* (Tertiaire supérieur) et *Tamiasciurus* (Pléistocène supérieur) en Amérique du Nord.

En ce qui concerne les formes tritesticulaires plus récentes (genre *Arostrilepis*), leurs hôtes préférés (Myomorpha : Cricetoidea) et leur distribution actuelle, holarctique, suggèrent une origine plus ou moins proche de la région du détroit de Behring. Tenant compte de l'ample spectre d'hôtes de ces formes, il est difficile de présumer si l'origine se trouve en Amérique du Nord chez les Rongeurs plus primitifs (Sciuromorpha : Heteromyidae, Geomyidae, Sciuridae), ou en Asie chez les plus modernes, chez lesquels elles sont plus fréquentes et géographiquement plus étendues (Cricetoidea : Arvicolidae). Dans tous les cas, l'origine de *Arostrilepis* peut remonter à l'Oligocène, avec l'apparition des premiers Cricetoidés dans la région holarctique (Thenius, 1980).

Corderolepis représente le seul élément de la lignée non parasite de Rongeurs, mais d'un Insectivore nord-américain endémique (Talpinae Urotrichini : *Neurotrichus gibbsii*). Les Urotrichini, connus de l'Oligocène d'Europe, ne se trouvent représentés actuellement qu'en Extrême-Orient et Amérique du Nord par des genres d'origine miocénique (Hutchison, 1974 ; Thenius, 1980). Ce fait suggère une origine paléarctique, à l'Oligocène ou ultérieurement, de la lignée arrivée jusqu'à nos jours, à partir de formes tritesticulaires parasites de Rongeurs (*Arostrilepis*). Ce phénomène de capture se traduit par une réduction de la longueur du strobile, l'utérus se maintenant avec son développement réticulaire, mais évoluant sans dépasser latéralement les canaux excréteurs. *Corderolepis* doit être interprété comme un exponent d'un groupe de formes intermédiaires entre les Arostrilepidinae et les Cryptocotylepidinae.

B. — La lignée des Cryptocotylepidinae

L'inféodation des Cryptocotylepidinae aux Soricidés de la sous-famille Soricinae ne permet pas de penser que la lignée soit très ancienne. Ce fait impliquerait l'existence d'Hymenolepidoidés sans rostre chez les Crocidurinae ; néanmoins, tous les Hymenolepidoidés de Crocidurinae présentent un rostre armé de crochets (Vaucher, 1971 ; Hunkeler, 1974), les quelques exceptions à rostre inerme devant être révisées (crochets tombés ?).

D'après Repenning (1967), la différenciation de Soricinae et Crocidurinae à partir de Soricidés ancestraux remonte à l'Oligocène. Les Crocidurinae ont probablement une origine africaine, leurs représentants fossiles et vivants se limitant à l'Afrique, à l'Inde péninsulaire et à Ceylan, avec apparition en Europe au Tertiaire postérieur (Miocène inférieur). Les Soricinae sont probablement d'origine eurasiatique, et s'étendent dans la zone holarctique au Miocène inférieur. Au Miocène a eu lieu la différenciation des Soricinae en tribus, Soricini et Neomyini dans le Vieux Monde, et Blarinini dans le Nouveau Monde. Mais c'est au Pliocène et Pléistocène qu'a lieu l'explosion de celles-ci dans la zone paléarctique.

Les premiers Cryptocotylepidinae se sont peut-être différenciés à partir de Cestodes Arostrilepidinae ancestraux proches de l'actuel *Corderolepis*, parasite des Talpidés. Ils furent probablement parasites de Soricinae à l'Oligocène, se diversifiant en genres au Miocène avec la différenciation des hôtes en tribus, pour se diversifier en espèces lors de l'explosion des hôtes dans chaque tribu au Plio-Pleistocène. Beaucoup disparaissent probablement avec l'extinction des nombreux genres de musa-

Source : MNHN, Paris

raignes, mais quelques-uns sont parvenus jusqu'à nos jours avec les Soricinés récents : *C. anthocephala* chez *Blarina* en Amérique du Nord ; *C. fodientis* et *I. globosa* chez *Neomys* en Europe et Russie ; *C. globosoides*, *I. infirma*, *M. petrotschenkoi* (?) et *M. globosa* chez *Sorex* en Eurasie, et *I. kenki* chez *Sorex* en Amérique du Nord.

L'adaptation aux Soricinés se traduit basiquement par une réduction de la longueur du strobile et la disparition conséquente du caractère réticulaire de l'évolution utérine. Les formes les plus anciennes sont les *Cryptocotylepis* (Hymenolepidoidés les plus longs existant chez les Soricidés, avec utérus montrant réminiscences d'un développement réticulaire). *Insectivorolepis* comprend des formes plus évoluées, à strobile petit et très peu d'anneaux, et évolution utérine très simplifiée. *Mathevolepis* est évidemment la forme la plus moderne, à strobile réduit, composé par seulement deux segments, l'anneau gravide se détachant et développant un pore utérin de ponte.

C. — La lignée des Gvosdevilepidinae

D'après Thenius (1980), les Leporidae apparaissent à l'Éocène en Asie, les Leporinae naissent au Miocène et Pliocène dans la région paléarctique, le genre *Lepus* apparaissant concrètement au Pliocène supérieur pour s'étendre au Pleistocène. *Lepus capensis*, le seul hôte auquel *Gvosdevilepis fragmentata* semble être inféodé, est étendu aussi au Pleistocène pour donner naissance plus postérieurement aux populations paléarctiques isolées actuelles. La présence exclusive de *G. fragmentata* en Russie suggère une origine très récente de *Gvosdevilepis*, et donc une origine à partir d'autres Arostrilepididés. Il s'agit d'un phénomène de capture, probablement à partir de Cestodes Arostrilepidinés parasites de Rongeurs Cricetoidea, à régime alimentaire similaire à celui des Leporinés, vivant à cette époque en Asie.

Dans ce cas, l'adaptation à un nouveau groupe d'hôtes comporte des modifications morpho-anatomiques considérables, apparues brusquement et non graduellement comme dans le passage Arostrilepidinae (Rongeurs) — Cryptocotylepidinae (Soricidés), où existent des formes intermédiaires (*Corderolepis* chez les Talpidés).

CONCLUSIONS

Pour tout essai d'élucidation de la configuration naturelle d'un groupe de parasites, il faut partir du fait fondamental que toute ligne phylétique peut avoir évolué de plusieurs manières. L'analyse des spectres d'hôtes et des données paléobiogéographiques de ceux-ci peut nous indiquer quels sont les éléments morpho-anatomiques de valeur systématique dans une lignée parasitaire (exemple : évolution utérine complète interexcrétrice ou non pour différencier *Corderolepis* et *Arostrilepis*). Ces éléments, utiles dans la lignée en question, ne sont pas nécessairement de même importance dans une lignée proche (évolution à tendances différentes, avec possibles modifications d'éléments restés invariables et/ou constance de caractères changeants dans l'autre lignée). Les données fournies par les hôtes nous permettent d'élucider aussi quels caractères peuvent être considérés comme primitifs ou comme récents (longueur du strobile, nombre de testicules, type de développement utérin.)

Le spectre d'hôtes offre souvent aussi des données intéressantes. Dans notre cas, par exemple, l'inféodation des Cryptocotylepidinae aux Soricinae et celle des Pseudhymenolepidinae aux Crocidurinae (Hunkeler, 1974) constituent de vrais arguments pour affermir la distinction en deux sous-familles d'hôtes (avec centres d'origine géographique différents) parmi les Soricidae, suggérée par Repenning (1967) et confirmée par Vogel & Köpchen (1978), mais discutée et non acceptée par plusieurs auteurs (Ellerman & Morrison-Scott, 1965 ; Gureev, 1971).

L'exemple des Arostrilepididae nous montre comment dans une même lignée parasitaire on peut trouver des espèces à spécificités différentes, les unes à spécificité stricte (*H. thomomyis* — *Tho-*

Source : MNHN, Paris

momyis), d'autres moins strictes (*V. nonarmata — Sciurus, Tamiasciurus*), et finalement d'autres à spécificité très peu marquée (*A. horrida* — Rodentia). En général, celles d'origine plus ancienne sont plus spécifiques que celles d'origine plus récente. Néanmoins, dans certains cas, la spécificité semble pouvoir s'acquérir en un temps relativement court (*A. skrjabiniana* — Gerbillinae ; *G. fragmentata* — Leporinae). Dans tous ces cas, il paraît s'agir de phénomènes de capture comportant des modifications morpho-anatomiques (spéciation) comme chez les Cestodes Catenotaeniata de Rongeurs (Tenora, Mas-Coma, Murai & Feliu, 1980), ou comme chez les Nématodes en général.

On observe aussi que, dans l'ensemble, les espèces les plus modernes et les moins spécifiques présentent la particularité de conserver la capacité de leurs ancêtres à pouvoir parasiter les hôtes ancestraux en même temps que les hôtes de nouvelle acquisition (*A. horrida* chez Sciuromorpha en plus des Myomorpha). Il en résulte que des hôtes archaïques (Sciuromorpha) ont simultanément des parasites primitifs propres et spécifiques (*Hymenandrya, Vaucherilepis*) et des parasites modernes non spécifiques qu'ils ont en commun avec des hôtes paléontologiquement plus récents (*A. horrida*).

BIBLIOGRAPHIE

Blankespoor (H. D.), 1974. — Host-induced variation in *Plagiorchis noblei* Park, 1936 (Plagiochiidae : Trematoda). *Amer. Midl. Nat., 92* (2) : 415-433.

Chabaud (A. G.), 1971. — Facteurs phylogéniques et historiques dans les Nématodoses. *Comp. Rend. I EMOP, Rennes* : 6-11.

Ellerman (J. R.) & Morrison-Scott (T. C. S.), 1965. — *Checklist of Palaeartic and Indian Mammals 1758 to 1946*. Trustees of the British Museum (Natural History), London, 810 p.

Gureev (A. A.), 1971. — [*Shrews (Soricidae) : world fauna*]. Izd. Nauk, Leningrad, 253 p.

Hunkeler (P.), 1974. — Les Cestodes parasites des petits Mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta. *Rev. Suisse Zool., 80* (4) : 809-930.

Hutchison (J. H.), 1974. — Notes on Type Specimens of European Miocene Talpidae and a Tentative Classification of Old World Tertiary Talpidae (Insectivora : Mammalia). *Geobios, 7* (3) : 211-256.

Joyeux (Ch.) & Baer (J. G.), 1961. — Classe des Cestodes. Cestoïdea Rudolphi. In : *Grassé Plathelminthes, 4* (1) : 347-560.

Joyeux (Ch.), Baer (J. G.) & Timon-David (J.), 1934. — Recherches sur les Trématodes du genre *Brachylaemus* Dujardin (Syn. *Harmostomum* Braun). *Bull. Biol. France et Belgique, 68* (4) : 385-418.

Mas-Coma (S.), 1977. — Metastrongylidés parasites des Soricidés d'Europe. Description de *Paracrenosoma combesi* n. sp. de *Crocidura russula* Hermann, 1780. *Ann. Parasitol. hum. comp., 52* (4) : 447-456.

Mas-Coma (S.), 1978. — Singularity of the helminths parasitizing the garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. (Rodentia : Gliridae). *IV ICOPA, Warszawa*, Sect. A 3 : 49.

Mas-Coma (S.) & Roset (F.), 1981. — Consideraciones sobre la helmintofauna de Tàlpidos (Mammalia : Insectivora) en Europa. *Circ. Farm., Barcelona* (sous presse).

Mas-Coma (S.) & Tenora (F.), 1981. — New phylogenetical concepts among Hymenolepidoidea (Cestoda : Cyclophyllidea : Anoplocephalata) from Mammals. Proposal of Arostrilepididae n. fam. (sous presse).

Mas-Coma (S.), Tenora (F.) & Gallego (J.), 1980. Consideraciones sobre los Hymenolepídidos inermes de Roedores, con especial referencia a la problemática entorno a *Hymenolepis diminuta*. *Circ. Farm., Barcelona, 38* (267) : 137-152.

Quentin (J. C.), 1978. — Helminths of the Elephant-Shrew in Subdesert Region. *IV ICOPA, Warszawa*, Sect. H 5 : 62.

Repenning (C. A.), 1967. — Subfamilies and genera of the Soricidae. Classification, historical zoogeography, and temporal correlation of the shrews. *Geological Survey Proffesional Paper* 565. U.S. Government Printing Office, Washington, 74 p.

Russell (R. J.), 1968. — Evolution and classification of the pocket gophers of the suffamily Geomyinae. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., 16* : 473-579.

Source : MNHN, Paris

TENORA (F.) & MESZAROS (F.), 1975. — Nematodes of the genus *Syphacia* Seurat, 1916 (Nematoda) parasites of Rodents (Rodentia) in Czechoslovakia and Hungary. *Acta Univ. Agric. (Brno), 23* (3) : 537-554.

TENORA (F.), MAS-COMA (S.), MURAI (E.) & FELIU (C.), 1980. — The System of Cestodes of the Suborder Catenotaeniata Spassky, 1963. *Parasit. Hung., 13* : 39-57.

THENIUS (E.), 1979. — *Die Evolution der Säugetiere. Eine Übersicht über Ergebnisse und Probleme.* Gustav Fischer Verlag. Stuttgart-New York, 294 p.

THENIUS (E.), 1980. — *Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eine historische Tiergeographie.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 375 p.

VARGA (I.) & MESZAROS (J.), 1978. — Experimental *Capillaria hepatica* infection in lambs and pigs. *IV ICOPA, Warszawa*, Sect. A 3 : 47.

VAUCHER (C.), 1971. — Les Cestodes parasites de Soricidae d'Europe. Étude anatomique, révision taxonomique et biologie. *Rev. Suisse Zool.*, 78 (1) : 1-113.

VOGE (M.) & RAUSCH (R. L.), 1955. — Occurrence and distribution of Hymenolepidid Cestodes in shrews. *J. Parasitol., 41* (6) : 566-574.

VOGEL (P.) & KÖRCHEN (B.), 1978. — Besondere Haarstrukturen der Soricidae (Mammalia, Insectivora) und ihre Taxonomische Deutung. *Zoomorphologie*, 89 : 47-56.

DISCUSSION

COMBES. — Vous supposez que le genre *Gvosdevilepis* a une origine très récente en vous fondant principalement sur son isolement géographique et sur l'hôte Leporinae. Cependant, en dépit de l'utérus sacciforme et de 3 testicules, les Gvosdevilepidinae sont bien différents des Arostrilepidinae, et l'on pourrait attribuer cette différence à une évolution assez longue. Ne pensez-vous pas que la distribution géographique restreinte de *Gvosdevilepis* pourrait être corrélée avec un hôte intermédiaire original ?

MAS-COMA. — Les hôtes intermédiaires ne sont en général pas spécifiques.

FAIN. — Vous dites avoir rencontré chez vos hôtes primitifs, à côté de parasites primitifs, des parasites plus évolués et moins spécifiques.

J'observe la même chose chez certains Myohiidae. Un parasite très évolué peut se rencontrer aussi bien chez des hôtes évolués que chez des hôtes primitifs, alors qu'un parasite primitif n'est jamais rencontré chez un hôte évolué, ce qui montre qu'il est moins apte à s'adapter à divers hôtes, donc moins compétitif.

CHABAUD. — Vos constatations se vérifient en milieu insulaire. Les Vertébrés insulaires sont sensibles aux parasites cosmopolites, mais généralement les Vertébrés cosmopolites ne prennent pas les parasites insulaires. (Exemple : nématodes parasites des lémuriens malgaches et des rats noirs).

Cela reste vrai dans les parcs zoologiques. Les parasites insulaires paraissent en général primitifs et peu compétitifs.

MAS-COMA. — Dans les petites îles, les relations hôte-parasites sont différentes de celles trouvées dans les grandes îles ou les continents. Il y a un nombre moins élevé d'espèces de parasites, mais elles se rencontrent chez beaucoup d'hôtes différents.

CZAPLIŃSKI. — Sur quelle base avez-vous pu déterminer quels sont les parasites les plus évolués et les moins évolués ?

Pourquoi pensez-vous que les Anoplocephalidae sont des formes ancestrales des Hymenolepididae, quoiqu'ils soient répandus surtout chez les Mammifères et très peu chez les Oiseaux, alors que les Oiseaux, plus anciens, hébergent la plupart des espèces d'Hymenolepididae.

Avez-vous pris en considération l'évolution régressive chez les parasites ?

BURT. — The relationship of the Hymenolepididae and the Anoplocephalidae is an interesting one that might be better understood if we look at the intermediate hosts. For most of the aquatic Hymenolepids, the intermediate host is a Crustacean but for the Anoplocephalids, the intermediate host is a mite.

Can anyone indicate how the evolution of present day mites compares with that of Crustacea ?

Source : MNHN, Paris

CHABAUD. — Je ne connais rien à la paléontologie des Invertébrés, mais, d'après les indications fournies par le développement des Nématodes Vertébrés chez leurs hôtes intermédiaires, la cavité générale d'un Copépode constitue un milieu très primitif, presque identique au milieu extérieur. La cavité générale d'un Ostracode, par exemple, est déjà un milieu plus séclusif et *a fortiori*, celui d'un Orihatide.

SCHAD. — How many Anoplocephalid life-cycles are actually known ? I suspect that very few are known, yet we always seem to assume that all Anoplocephalid life-cycles involve Oribatid mites.

MAS-COMA. — Yes. In the western U.S., the fringed tapeworm, *Thysonosoma actinoides*, occurs in sheep ; many workers have tried to complete its life-cycle using oribatid mites. The parasite has not developed in the Oribatids. It does, however develop in psocids, but no one has succeeded in infecting sheep by feeding the infected psocids. Apparently, they are not completely satisfactory intermediate hosts.

Russians have found life-cycle with Collembola (life-cycles of *Anoplocephaloides dentata* and *Paranoplocephala omphalodes*).

HOFFSTETTER. — L'étude des Cestodes parasites de Soricidae, présentée par M. Mas-Coma, ajoute un argument important en faveur de la séparation d'une sous-famille des Crocidurinae.

En revanche, l'hypothèse de Repenning, situant en Afrique le berceau probable de cette sous-famille, doit être accueillie avec quelque prudence. Elle est surtout *suggérée* par la diversité actuelle des Crocidurinae en Afrique, mais il serait souhaitable d'avoir une confirmation paléontologique. Or, dans le schéma phylogénique de Repenning lui-même, les représentants les plus anciens de la lignée des Crocidurinae (*Soricella* du Miocène inférieur, *Miosorex*...), sont des fossiles européens (comme le confirme d'ailleurs le texte du même auteur). En fait (mis à part un « *Crocidura* » ? discutable), les Crocidurinae avérés ne sont attestés que très tardivement en Afrique. On serait en droit d'émettre une autre hypothèse : pénétration des Crocidurinae en Afrique au Miocène (établissement d'une communication terrestre avec l'Eurasie), suivie d'une radiation importante dans un nouveau territoire. Plus que d'une proposition ferme (tous les arguments devraient être considérés), il s'agit ici d'un appel à la prudence : trop d'erreurs ont été commises dans la recherche de centres d'origine à partir de la seule distribution géographique actuelle.

EUZET. — Connaît-on le cycle de ces Cestodes ?

C'est dommage car il serait intéressant de savoir si la réduction de la taille que vous notez chez les parasites d'Insectivores, est liée ou non à une polycephalie des stades larvaires.

Le schéma proposé est séduisant, seul le passage important d'un utérus reticulé à un utérus sacciforme est difficile à expliquer.

Une étude de l'ultrastructure des œufs pourrait peut-être aider, bien que cette structure soit souvent fortement adaptative.

Source : MNHN, Paris

CONSIDÉRATIONS SUR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES CESTODES PARASITES DE MAMMIFÈRES INSECTIVORES

PAR

Claude VAUCHER

On connaît environ 90 espèces de Cestodes parasites à l'état adulte du tube digestif des Mammifères Insectivores. Nous en avons établi l'inventaire avec le Systema Helminthum de Yamaguti (1959) et à partir de cet ouvrage, par dépouillement de l'Index catalogue of Medical and Veterinary Zoology et du Zoological Record ; quelques imprécisions subsistent cependant en raison de synonymies probables, sur lesquelles on ne peut se prononcer sans révision préalable. Cette faune parasitaire, apparemment abondante, se répartit cependant de manière très inégale entre les différentes familles :

Solenodontidae	: 1 Hymenolepididae
Chrysochloridae	: 1 Hymenolepididae
Erinaceidae	: 1 Hymenolepididae, 1 Taenidae, 1 Davaineidae, 1 Anoplocephalidae
Soricidae	: 71 Hymenolepididae, 4 Dilepididae
Talpidae	: 3 Hymenolepididae, 1 Dilepididae.

La rareté, sinon l'absence des Cestodes chez la plupart des familles d'Insectivores, ne doit pas résulter fondamentalement d'un manque d'investigations parasitologiques. En effet, durant les 15 dernières années, 75 % des genres d'Insectivores énumérés par WALKER (1975) ont fourni des données parasitologiques (endo et ectoparasites). Cette répartition inégale correspond donc à une réalité d'autant plus inexplicable que ces Mammifères, en raison de leur régime, seraient théoriquement particulièrement exposés à devenir des hôtes définitifs de parasites qui évoluent, de manière générale, chez des Arthropodes, des Mollusques ou des Oligochètes. La comparaison avec les autres groupes de parasites s'avérerait donc fort utile. Il se pourrait que l'isolement géographique dans lequel se trouvent plusieurs genres explique la rareté des Cestodes : il est en effet frappant de constater que les Soricidae, qui ont « bien réussi » de notre point de vue, ont la répartition géographique la plus vaste. Les Hymenolepididae forment la majorité écrasante des Cestodes d'Insectivores. On sait que le très vaste genre *Hymenolepis* a fait l'objet de diverses tentatives de subdivisions plus ou moins heureuses. Sans revenir sur ce sujet, nous retiendrons plus ou moins conventionnellement que ces Mammifères sont parasités par des représentants des genres *Hymenolepis* s. lat., *Pseudodiorchis* et *Protogynella*, différenciables par un critère sûr ; en effet, ces trois genres sont respectivement tri, bi et monorchides. D'autre part, existe chez *Crocidura* un genre très particulier, *Pseudhymenolepis*, à développement hyperapolytique que l'on ne rencontre chez aucun autre groupe d'hôtes et qui n'a apparemment aucun « parent » parmi les Cestodes. Les Dilepididae sont représentés par 4 *Choanotaenia* et un *Liga*, tandis qu'un Anoplocephalidae, un Taenidae et un Davaineidae existent chez les Erinaceidae. Les affinités de cette faune parasite sont à rechercher manifestement du côté des parasites d'Oiseaux. Les Hymenolepididae et Dilepididae en particulier se rencontrent en abondance chez les Oiseaux.

De toutes les études critiques sur les Cestodes de Soricidés ressort l'existence d'une spécificité stricte au niveau du genre de l'hôte. En effet, les *Sorex* ont « leurs » Hymenolepididés, les *Crocidura*, les *Neomys* également ; *Suncus murinus* possède sa faune caractéristique. *Blarina brevicauda* est para-

Source : MNHN, Paris

sitée par une faune particulière, avec des *Hymenolepis* spécifiques, *Pseudodiorchis* et *Protogynella*. Ce Cestode se rencontre aussi chez *Sorex* en Amérique du Nord. A l'intérieur d'un genre d'hôtes, la répartition est variable, allant d'une spécificité stricte au niveau de l'espèce, au parasitisme général des espèces du genre en question. (*H. aduncihami* Hunkeler, 1972 se rencontre uniquement chez *Crocidura bottegi* en Côte-d'Ivoire ; *H. falculata* Rausch & Kuns, 1950 parasite 4 espèces de *Sorex* nord-américains).

Dans un travail précédent (Vaucher, 1971), nous avions montré qu'un examen détaillé des caractéristiques morphologiques des *Hymenolepis* de Soricidae permet de reconnaître des groupes d'espèces apparentées par la morphologie de leur scolex et la silhouette des crochets. Ainsi avions-nous séparé un groupe caractéristique de parasites de *Sorex*, de *Crocidura* et de *Neomys*. Ces conclusions ont été nettement confirmées par Hunkeler (1974) en ce qui concerne les *Hymenolepis* de *Crocidura* en Côte-d'Ivoire. Trois groupes principaux peuvent donc être distingués (fig. 1) :

a) scolex à rostre simple, crochets regroupés au repos dans une dépression centrale du rostre ; crochets sans garde aplatie. Les crochets seuls assurent la fixation du Ver à l'intestin (parasites de *Sorex*) ;

b) scolex à rostre sans dépression, crochets insérés à la périphérie, la fixation à l'intestin est assurée par le pincement des villosités entre le rostre et la gaine (parasites de *Crocidura*) ;

c) scolex en forme de tulipe, les ventouses ayant passé à l'intérieur des « pétales » ; crochets très nombreux et petits ; toute la partie antérieure du scolex fonctionne comme une grande ventouse (parasite de *Neomys*).

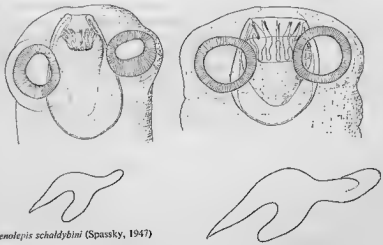
A la spécificité qui se dégage de la simple liste d'hôtes et de leurs parasites se superposent donc des caractéristiques morphologiques particulières. Il y a de plus des formes très originales, dont il est malaisé de définir des affinités. Par exemple, chez *Neomys* existent des *Hymenolepis* dont les crochets ont une garde double. Chez *Sorex* et *Blarina*, des Hymenolepididae (*Hymenolepis*, *Protogynella* et *Pseudodiorchis*) possèdent une couronne de minuscules crochets très nombreux.

Il faut se demander si les caractères morphologiques du scolex que nous avons retenus correspondent effectivement à des groupes naturels ou s'ils pourraient résulter de convergences rendant leur utilisation aléatoire. Si l'on envisage le cas d'Hymenolepididae parasites d'autres mammifères, on peut faire des observations identiques. Par exemple, les *Hymenolepis* de Marsupiaux (cf. Beveridge & Barker, 1975) possèdent également un type de crochets qui leur est particulier. Il en va de même pour les Rongeurs, avec le cas particulièrement intéressant de *Hymenolepis australiensis* Sandars, 1957, parasite du rat australien autochtone *Rattus assimilis*, possédant des crochets de morphologie identique à celle d'autres *Hymenolepis* de Rongeurs, en particulier de *H. straminea* (Goeze, 1782). Il est pour nous clair que *R. assimilis* a importé son cestode et que les *Hymenolepis* de Marsupiaux sont de lignée différente. Une autre observation est intéressante : *H. furcata* (Stieda, 1862), parasite de *Sorex* en Europe, appartient au type morphologique typique de *Crocidura* ; or, nous avons remarqué que ce Ver produit une réaction très importante à l'endroit de fixation dans l'intestin, traduisant vraisemblablement une adaptation hôte-parasite imparfaite ; à nos yeux, *H. furcata* résulte d'une capture d'un parasite de *Crocidura*. En conclusion, nous pensons donc que les critères morphologiques retenus sont parfaitement valables pour caractériser des groupes d'espèces.

La rareté des espèces d'*Hymenolepis* trouvés chez les Insectivores autres que Soricidae ne permet guère de trouver des affinités bien marquées. *H. petrodromi* de *Petrodromus* a des crochets à manche très court, se rapprochant le plus de certains *Hymenolepis* de Chiroptères ou de Rongeurs. *H. wislockii* de *Solenodon paradoxus* a des crochets massifs assez proches de ceux de parasites de Rongeurs. Ceux de Talpidae et Chrysochloridae ont quelques ressemblances avec les parasites de *Crocidura*. Il apparaît que les Insectivores autres que Soricidae ont présenté un terrain peu favorable à l'évolution des Cestoïdes. Les quelques espèces connues ne présentent d'autre part aucune particularité morphologique marquée, au contraire de ce que nous avons signalé chez les Soricidae.

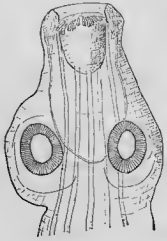
Chez les Cestodes, il est difficile de hiérarchiser des caractères morphologiques et d'établir le niveau de spécialisation des espèces ou des genres dans une famille. En effet, on ne dispose pas des possibilités de comparaison avec des formes libres comme c'est le cas chez les Nématodes. Cependant,

Source : MNHN, Paris



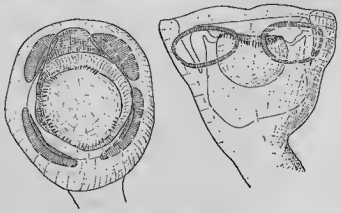
Hymenolepis scholdybini (Spassky, 1947)

H. singularis Cholodkowsky, 1912



Hymenolepis furcata (Stieda, 1862)

Hymenolepis omissa Baer et Joyeux, 1943



Hymenolepis integra (Hamann, 1891)

(de: Revue suisse zool. 78, 1971)

Source : MNHN, Paris

nous pouvons admettre à titre d'hypothèse de travail que des scolex à structure complexe, comme ceux existant chez les parasites de *Neomys*, ou qu'une augmentation notable du nombre de crochets avec réduction parallèle de leur taille doivent témoigner d'un degré de spécialisation plus élevé que des Cestodes à scolex dépourvus de particularités notables. Il en va de même à notre avis de la réduction de taille du strobila, avec maturation très rapide du système génital et production d'œufs accélérée, impliquant une intensité du métabolisme élevée. De même, une variation de taille notable des crochets dans un même scolex ne doit pas être une particularité primitive. Si l'on essaye ainsi de classer les espèces d'*Hymenolepis* sur la base de ces critères, on obtient le schéma suivant :

1) *Sorex* (paléarctiques).

— Espèces peu spécialisées :
H. schaldibini (Spassky, 1947)
H. singuloris (Cholodkowsky, 1912)
H. scutigera (Dujardin, 1845)

— Spécialisées par réduction de taille du strobila :
H. stefanskii Zarnowsky, 1954
H. prolifer (Villot)

— Spécialisée par réduction de taille des crochets et augmentation de leur nombre :
H. prolifer (Villot, 1880)

— Spécialisées par la variation de taille des crochets :
H. spinulosa Cholodkowsky, 1906
H. jacutensis (Spassky & Morosov, 1959)

2) *Sorex* (néarctiques).

— Espèces peu spécialisées :
H. schilleri Rausch & Kuns, 1950
H. faculata Rausch & Kuns, 1950
H. lineola Oswald, 1951
H. sengeri Neiland, 1953
H. pribilofensis Olsen, 1969

— Espèces spécialisées par réduction du strobila :
H. sphenomorphus Locker & Rausch, 1952
H. intricatus Locker & Rausch, 1952
H. pauciproglottis Neiland, 1953
H. serrula Oswald, 1951
H. longi Oswald, 1951
H. parvissima Voge, 1953
H. virilis Voge, 1955

3) *Crocidura* (paléarctiques).

— Espèces peu spécialisées :
H. scalaris (Dujardin, 1845)
H. brusatae Vaucher, 1971
H. tiara (Dujardin, 1845)
H. uncinata (Stieda, 1862)
H. biliarius (Villot, 1877)

Source : MNHN, Paris

— Espèces spécialisées par hypertrophie du rostre :
H. raillieti Joyeux & Baer, 1950
H. prokopici (Genov, 1970)

— Espèce spécialisée par réduction du strobila :
H. pistillum (Dujardin, 1845)

4) *Crocidura* (africaines).

— Espèces peu spécialisées :
H. aduncihami Hunkeler, 1972
H. bakanoui Hunkeler, 1972
H. bellieri Hunkeler, 1972
H. dodecacantha Baer, 1925

— Espèce spécialisée par hypertrophie du rostre :
H. nagatyi Hilmy, 1936

— Espèce spécialisée par la variation de taille des crochets :
H. multihami Hunkeler, 1972

5) *Neomys* (excl. paléarctique).

— Espèce peu spécialisée :
H. magnirostellata Baer, 1931

— Espèces spécialisées par des crochets à garde bifide :
H. bifurca (Hamann, 1891)
H. hamanni (Mrazek, 1891)

— Espèces spécialisées par le scolex en « tulipe » :
H. integra (Hamann, 1891)
H. omissa Baer & Joyeux, 1943.

Les *Hymenolepis* de *Suncus murinus* appartiennent à la catégorie « peu spécialisée » de *Crocidura*.

La diversification spécifique des *Hymenolepis* de Soricidae est donc particulièrement marquée dans le genre d'hôte à notre connaissance le plus spécialisé, *Neomys*, dont les Cestodes montrent une « fantaisie évolutive » marquée. D'autre part, tant chez les parasites de *Sorex* que ceux de *Crocidura*, on remarque des lignées parallèles traduisant des tendances identiques (réduction de taille du strobila, etc.).

A l'intérieur des groupes que nous avons distingués, plusieurs espèces se ressemblent étonnamment, ce qui nous incite à penser que les processus de spéciation chez ces Cestodes sont encore actifs. En effet, *H. omissa* et *H. integra*, *H. schaldybini* et *H. singularis*, *H. brusatae*, *H. scalaris* et *H. billiarius* par exemple forment des doublets ou des triplets d'espèces dont les crochets ont une morphologie identique, mais des tailles différentes. Dans le cas de *H. schaldybini* et *H. singularis*, nous avions constaté que la première espèce parasite exclusivement *Sorex coronatus*, tandis que la seconde se rencontre aussi bien chez *Sorex coronatus* que chez *Sorex araneus*. Comme la séparation des deux espèces d'hôtes remonte à la période glaciaire, nous en avions conclu que celle des parasites a dû se faire parallèlement. Une situation identique doit avoir existé chez les Dilepididae pour *Choanotaenia crassiscolex* (von Linstow, 1890) et *C. estavariensis* Euzet & Jourdane, 1975. Cette dernière espèce parasite les *Neomys* de la région pyrénéenne, zone refuge pendant la période glaciaire. A relever cependant que ce *Choanotaenia* existe aussi dans la province de Salamanque.

Source : MNHN, Paris

En résumé, nos observations sur la spécificité et la morphologie des Cestodes d'Insectivores ont tendance à distinguer d'une part les familles autres que les Soricidae, qui présentent de rares Cestodes aux affinités incertaines. Ils apparaissent d'une très maigre utilité pour trouver des affinités de ces différentes familles entre elles. Mais les Soricidae, abondamment parasités, présentent une faune très diversifiée, avec des espèces morphologiquement évoluées. Il existe des indices très évidents de phénomènes de spéciations récents, qui, comparés aux conclusions des Nématologistes, devraient indiquer que les hôtes sont eux-mêmes en phase de spéciation. Or, les *Crocidura* sont précisément regardées comme un groupe qui est en pleine activité évolutive en Afrique (Heim de Balsac & Lamotte, 1957). Les affinités de *Blarina* et de *Neomys*, Insectivores hébergeant une faune de Cestodes très particulière, seraient intéressantes à préciser.

Les Cestodes de Soricidés paraissent obéir aux mêmes processus évolutifs que ceux observés chez les Nématodes : la diversification spécifique se produit dans les groupes eux-mêmes actifs, par la colonisation de niches écologiques libres. Cependant, si les phénomènes de capture sont fréquents chez les Nématodes, ils paraissent beaucoup plus limités chez les Cestodes. Il est frappant en effet de voir que les Hymenolepididae de Mammifères se rencontrent pour la plupart chez des hôtes voisins dans la classification (Marsupiaux, Insectivores, Chiroptères, quelques Primates) à l'exception des Rongeurs, que les classifications récentes éloignent des ordres précédents (par ex. McKenna, 1975) ; cependant Rongeurs et Insectivores se suivent par exemple dans le Traité de Zoologie (Grassé, 1955). La comparaison avec d'autres groupes de parasites présenterait, nous semble-t-il, un grand intérêt. La notion classique d'évolution parallèle serait-elle ici prise en défaut et le parasitisme des Rongeurs par les Hymenolepididae apparus en raison d'une « convergence dans certaines fonctions physiologiques qui n'ont aucun rapport avec la parenté réelle des hôtes » (Euzet & Combes, 1980) ?

BIBLIOGRAPHIE

Beveridge, I. & Barker, I. K., 1975. — Acuariid, capillariid and hymenolepid parasites of the dasyurid marsupial *Antechinus stuartii* Macleay, 1841, from southeastern Australia. *J. Helminth. 49* : 211-227.

Euzet, L. & Combes, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mém. Soc. Zool. France* N° 40 : 239-285.

Grassé, P.-P., 1955. — Traité de Zoologie, XVII (2) : Mammifères. Masson, Paris.

Heim de Balzac, H. & Lamotte, M., 1957, 1958. — Évolution et phylogénie des Soricidés africains. *Mammalia 20* : 140-167 ; 21 : 14-49.

Hunkeler, P., 1974. — Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta). *Revue suisse zool. 80* : 809-930.

McKenna, M. C., 1975. — Toward a Phylogenetic Classification of the Mammalia *in* Phylogeny of the Primates, W. P. Luckett and F. S. Szalay ed. Plenum Press, New York and London.

Vaucher, Cl., 1971. — Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Étude anatomique, révision taxonomique et biologie. *Revue suisse zool. 78* : 1-113.

Walker, E. P., 1975. — Mammals of the World, vol. I, 3e ed. John Hopkins, Baltimore and London.

Yamaguti, S., 1959. — Systema Helmintbum, vol. II. Intersciences, New York.

DISCUSSION

Fain. — Peut-on utiliser des différences de structure du tégument des Cestodes pour caractériser des lignées évolutives ?

Vaucher. — Non, la structure du tégument, maintenant bien connue en microscopie électronique, est très semblable chez tous les Cestodes.

Source : MNHN, Paris

Quelle est, au point de vue évolutif, la position des *Blarina* et des *Neomys* ? Des tribus ont été créées pour eux, les Neomyini et les Blarinini.

Mas-Coma. — D'après mes dernières connaissances, le dernier travail paru sur ce sujet est celui de Vogel et Köpcben (1978), qui ont étudié la morphologie des poils des musaraignes et démontré qu'il y a des différences probablement significatives, du point de vue systématique, entre les Soricinae et les Crocidurinae, et, parmi les Soricinae, entre les Blarinini et les Neomyini, bien que chez ces dernières, l'adaptation au milieu aquatique peut avoir eu une influence sur la morphologie.

Euzet. — Connaît-on la localisation de ces Hymenolepididae dans l'intestin de leur hôte ?

Les différences que vous notez dans la morphologie du scolex ne sont-elles pas seulement liées à la structure de la paroi intestinale ?

Vaucher. — Oui, pour plusieurs espèces parasites de Soricidae européens. Personne n'a comparé les scolex en fonction de la structure de l'intestin à l'emplacement de fixation.

Euzet. — Je pense qu'il sera difficile de baser une phylogenèse uniquement sur les variations morphologiques des organes d'attachement. Le cas de deux Tetraphyllidea, un Oncobothriidae (*Balanobothrium*) et un Phyllobothriidae (*Disculiceps*) qui ont tous deux un scolex gonflé en boule et enfoncé dans la paroi intestinale du Sélacien hôte, me semble un bon exemple de ces ressemblances des modes de fixation.

Vaucher. — D'accord, mais il y a certainement quelque chose à tirer de la forme des crochets, puisque dans beaucoup de cas on peut reconnaître des crochets de « type Chiroptère », « type marsupial », etc...

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

LES SIPHONAPTÈRES ET LEURS HÔTES : RAPPORTS PHYLÉTIQUES, CONVERGENCES ET DÉVIATIONS

PAR

J. C. BEAUCOURNU

Lors du 1er Symposium sur la Spécificité parasitaire des Parasites de Vertébrés, Hopkins (1957) avait brossé un excellent tableau des genres de Siphonaptères et de leurs hôtes préférentiels. Beaucoup de travaux sont venus depuis enrichir nos connaissances, particulièrement sur les *Pygiopsyllidae*, mais les grandes lignes en restent valables.

Si des convergences existent entre tel groupe de Puces et tel groupe de mammifères, on ne peut malheureusement pas tracer un arbre évolutif de ces parasites, arbre qui viendrait se superposer à celui de leurs hôtes. Leur origine, leurs particularités morphologiques, écologiques sont déroutantes, souvent d'apparence contradictoire : leur pouvoir d'adaptation est extrême et est toujours présent dans certains genres.

En revanche, leur intérêt biogéographique est indiscutable. La dérive des continents peut s'appuyer entre autres sur la dispersion actuelle de certaines familles de puces ; les « ponts » qui unirent, par exemple, l'Afrique à l'Europe, l'Ancien et le Nouveau Monde sont confirmés, proposés... ou remis en question. Nous ne pourrons en parler ici.

Leur appartenance aux Mécoptéroïdes est, je pense, un fait acquis, et si apparemment il était plus vraisemblable de les relier aux Diptères qu'aux Mécoptères, de nombreux travaux, remarquablement résumés par M. Rothschild (1975) démontrent la haute vraisemblance d'une origine commune entre ces derniers et les Siphonaptères.

Smit (1972) a tenté l'esquisse du portrait de l'hypothétique ancêtre : petite taille, capsule céphalique integricipit, orthognathe et sessile, pièces buccales montrant des maxilles plus développées que les mandibules, antennes courtes, thorax primitif à segments non modifiés, ailes non développées, pattes non modifiées pour le saut, tarse à cinq articles le dernier portant 2 griffes, un organe sensoriel postéro-dorsal sur l'abdomen, pas de ctenidie ou de formations homologues. Je pense que l'on peut également attribuer à cet insecte un comportement xénophile et détritiphage.

Je voudrais seulement rappeler ici brièvement quelques particularités morphologiques ou écologiques de ces parasites et les problèmes posés par leur spécificité.

Adaptations morphologiques :

Il est bien connu qu'un bon nombre de puces, et la majorité des Familles, se caractérisent par la possession (comme d'autres parasites) de cténidies, c'est-à-dire de rangées de soies, hautement modifiées et, en particulier, de très forte taille, plus ou moins jointives et rangées parallèlement comme les dents d'un peigne. Elles peuvent se rencontrer en divers points de la capsule céphalique, du thorax ou de l'abdomen. Leur rôle est discuté. Parmi les opinions récentes, Humphries (1967) note une relation directe entre le diamètre du poil de l'hôte et l'écartement des dents de ces « peignes », Traub et Evans (1967), Traub (1980) pensent que les ctenidies sont l'un des éléments de survie pour les espèces à « haut risque » (ayant, par exemple, un hôte volant, planant, sauteur...) en maintenant le parasite

Source : MNHN, Paris

dans la fourrure de l'hôte. Toutefois pour Smit (1972), comme pour Marshall (1980) les ctenidies sont essentiellement à rôle protecteur, rôle de bouclier tendu, par exemple, au-dessus de l'articulation prothoraco-mésothoracique pour la ctenidie prothoracique.

Il semble difficile également de savoir si ces structures sont primitives ou non. Parmi les Familles apparemment anciennes, les *Rhopalopsyllidae* n'en ont pas (à l'exception du genre monotypique *Scolopsyllus*) ; les *Pulicidae* en sont dépourvus chez les *Tunginae*, les *Xenopsyllinae* et pratiquement les *Pulicinae*, mais les *Archaeopsyllinae* en ont, de même que la majorité des *Spilopsyllinae* ; les *Hystrichopsyllidae* en ont toujours et souvent plusieurs à l'exception de 3 genres (sur 45) qui en sont dépourvus. Dans le même ordre d'idée, Smit (*op. cit.*) estime que les *pseudo-setae* du pro- et du mésonotum sont des vestiges de ctenidies et non des annonces de celles-ci comme le pensait Jordan (1947) ; dans le même sens, j'avais noté (1974) chez un exemplaire d'*Atyphloceras*, l'un des genres d'*Hystrichopsyllidae* sans ctenidie génale, une épine incongrue manifestement implantée à la place du peigne génal vraisemblablement perdu. Mais à l'inverse, j'ai observé (1969) chez des *Palaeopsylla* tératologiques une tendance à revenir au type primitif, type connu par les 2 *Palaeopsylla* de l'Ambre : or cette tendance va vers une diminution de taille et du nombre des dents de la ctenidie !

En dehors des ctenidies, Smit (*op. cit.*) a, avec raison, attiré l'attention sur l'évolution parallèle griffes du tarse et hôte : les griffes par leur forme, le degré de développement de l'allex, leur taille, peuvent à elles seules faire préjuger de l'hôte. *Ceratophyllus lunatus* (*Ceratophyllidae*), seule puce du genre à parasiter un mammifère, toutes les autres vivant dans les nids d'oiseaux, a conservé sa ctenidie pronotale de puce d'oiseau mais a acquis [1] une griffe tarsale conforme à son état. Cette évolution est, paléontologiquement parlant, rapide. *Xenopsylla ramesis*, parasite de gerbilles a donné naissance à *X. cunicularis*, inféodé au lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* : les griffes les séparent aisément. Or je crois avoir pu montrer (1976, 1981) que cette spéciation était « récente », résultant d'un phénomène de capture au moment de l'extinction des Gerbillidés en Péninsule ibérique ou en France : les fossiles récemment connus sont datables du miocène terminal.

Cette corrélation entre le type de griffe et l'hôte va d'ailleurs assez loin puisque, par exemple, Launay (en préparation) montre la convergence extrême entre les griffes des diverses puces du lapin de garenne, ces parasites appartenant à 4 genres et 2 familles différentes.

Adaptations écologiques :

Quelques puces sont hautement associées à leurs hôtes par diverses incidences écologiques ou biologiques : *Uropsylla tasmanica* (*Pygiopsyllidae*) passe sur son hôte *Dasyurus* aussi bien sa vie larvaire qu'imaginale ; *Spilopsyllus cuniculi* (*Pulicidae*) est entièrement dépendant pour sa reproduction de celle du lapin de garenne. Mais ces exemples sont, en fait, des exceptions sans grand intérêt phylétique.

Si l'on repart de l'hypothétique pré-siphonaptère « mécoptère-like », diverses graduations d'adaptations sont imaginables :

— le premier degré est certainement la puce nidicole, vies larvaire, nymphale, imaginale à l'exclusion des brèves incursions sur l'hôte pour le repas sanguin, se passent dans le nid [2]. Ceci concerne toutes les puces d'oiseaux (*Ceratophyllidae*, *Leptopsyllidae*, *Rhopalopsyllidae*, *Pulicidae*...) à l'exception des puces sessiles comme *Echidnophaga* ou *Hectopsylla*, mais il s'agit là d'un parasitisme secondaire : l'origine est à rechercher chez des parasites d'hôtes mammifères, Sciuromorphes par exemple pour les 2 premières de ces familles de Siphonaptères. Plus accidentellement, ce caractère nidicole va se rencontrer sporadiquement dans divers genres et éventuellement chez une espèce : *Ctenophthalmus* (*C.*) *bisoctodentatus* (*Hystrichopsyllidae*), parasite de *Talpa europaea*, est nidicole, alors que les espèces voisines n'ont cette tendance que d'une façon nuancée (*C.* (*C.*) *agyrtes*, *C.* (*C.*) *baeticus*...).

1. Ou plus exactement réacquis, les puces d'oiseaux dérivant de puces de mammifères. *C. lunatus* ayant une répartition boréo-alpine, cela permet de situer *a minima* le re-passage de ce parasite sur un mammifère.

2. *Sensu lato*, bien entendu, du feutrage épais des nids de passereaux ou de sciuridés arboricoles, au sol pulvérulent qui constitue la « litière » de divers mammifères.

Source : MNHN, Paris

— le deuxième degré sera représenté par des puces tout autant présentes sur l'hôte que dans sa litière : *Pulex* semble bien appartenir à ce groupe ; nombre de puces de petits mammifères terrestres également. D'autres espèces, que nous plaçons ici, ont un comportement variable suivant la saison : Launay (1981) a montré que *Xenopsylla cunicularis* (*Pulicidae*) vit sur l'hôte en hiver, mais prévaut en été sur le sol des garennes.

— la troisième étape est représentée par les puces de fourrure : dès la sortie de l'enveloppe nymphale, l'imago gagne son hôte spécifique [1] qu'il ne quittera plus, bien que s'y déplaçant sans cesse : divers parasites de micromammifères terrestres (*Palaeopsylla* (*Hystrichopsyllidae*), *Leptopsylla* (*Leptopsyllidae*)...), comme tous ceux de chauves-souris (*Ischnopsyllidae*) s'y rangent, semble-t-il.

— Les degrés suivants sont constitués par les puces temporairement ou en permanence fixées (ou sessiles). *Spilopsyllus cuniculi* se fixe, dans les 2 sexes, sur les oreilles du lapin adulte, mais il est mobile sur les juvéniles ; les femelles d'*Echidnophaga*, *Hectopsylla*, *Rhynchopsyllus* (*Pulicidae*), *Vermipsylla*, *Dorcadia* (*Vermipsyllidae*) sont fixées d'une façon permanente à la surface de la peau ; *Neotunga* et *Tunga* (*Pulicidae*) femelles s'incrustent dans le derme de leur hôte : ce sont les puces-chiques.

Là encore, aucun parallélisme ne me semble exister entre le comportement parasitaire et la place de l'hôte dans la classification. Tout au plus relevons que la majorité des puces fixées (temporairement ou non) appartiennent aux *Pulicidae*, ce qui montre par la haute adaptation nécessaire l'ancienneté de la famille. Malheureusement, les hôtes vont des marsupiaux à l'homme, en passant par les chiroptères, les ongulés, les rongeurs, ce qui n'apporte donc rien à notre propos.

Spécificité :

Vouloir établir un lien entre l'évolution des Siphonaptères et celle de leurs hôtes par le biais de la spécificité est, trop souvent, voué à l'échec, car celle-ci a été dévièe par de multiples facteurs.

Je propose d'examiner :

1. — quelques cas de spécificité phylétique,
2. — les déviations et particulièrement les phénomènes de capture,
3. — la spécificité écologique, qui pourrait représenter un état primitif.

1. — *Spécificité phylétique.*

Il existe un certain nombre de cas où la concordance est flagrante entre un groupe de parasites et un groupe d'hôtes.

— les *Ischnopsyllidae* sont parasites des chiroptères et je ne connais que deux espèces (*Echidnophaga aethiops* et *Rhynchopsyllus pulex*) d'une autre famille, en l'occurrence *Pulicidae* qui les parasitent. Les *Ischnopsyllidae* sont cosmopolites et montrent deux sous familles, d'importance très inégale, *Thaumapsyllinae* et *Ischnopsyllinae* inféodées respectivement aux deux sous-ordres d'hôtes Mega- et Microchiroptères.

On peut même aller plus loin : l'origine éthiopienne des chauves-souris du genre *Rhinolophus* me paraît confirmée par la phénologie estivale de l'unique puce qui les parasite dans nos régions : *Rhinolophopsylla unipectinata* ; il semblerait d'ailleurs que les *Rhinolophopsylla* d'Afrique du Sud apparaissent également pendant la saison chaude, soit l'été austral [2].

— Les *Vermipsyllidae*, holarctiques, présentent un cas voisin ; ils sont inféodés à deux rameaux d'origine commune : *Chaetopsylla* s'est restreint aux Carnivores ; *Vermipsylla* et *Dorcadia*, aux Ongulés.

1. Quelquefois par des moyens originaux : *Lagaropsylla turba* (*Ischnopsyllidae*) se fait véhiculer, du guano où elle a évolué à l'état larvaire à son hôte la chauve-souris *Cheiromeles torquatus*, par *Arizenia esau*, dermaptère hématophage aux dépens du même hôte.

2. Deunff et Beaucournu (1981) ont relevé des faits convergents chez les acariens *Spinturnicidae* de ces mêmes chauves-souris.

Source : MNHN, Paris

— les *Doratopsyllinae* (*Hystrichopsyllidae*) sont présents dans toutes les régions du globe où ils parasitent les marsupiaux ou les insectivores.

2. — *Les phénomènes de capture.*

L'infeodation secondaire d'un parasite à un nouvel hôte, ou groupe d'hôte, est banal chez les Siphonaptères. Ce passage a pu se faire de multiples manières. Je puis citer entre autres :

a) *La prédation.* Les phénomènes de capture ayant la prédation pour origine sont innombrables et on peut penser que sans cela nous n'aurions jamais connu, parmi bien d'autres, ni les *Plasmodium*, ni les Trypanosomes en tant que parasite de vertébrés.

Toutefois, cette prédation « à tiroir » n'est pas applicable aux cas qui nous occupent. C'est un simple passage : l'hôte accidentel (le prédateur) devient hôte primaire, mais non primitif.

— *Ceratophyllus lunatus*, parasite de l'hermine *Mustela erminea*, dérive manifestement d'un *Ceratophyllus* d'oiseau, nicheur à terre de la toundra sans doute.

— Il est possible de voir de nos jours ce processus en marche : *Monopsyllus sciurorum* est phylétiquement, comme de fait, inféodé à *Sciurus vulgaris*. Mais il est presque impossible d'examiner son prédateur *Martes martes* sans trouver cette puce. Il me paraît certain que la marte constitue déjà un hôte vicariant.

b) *La fréquentation d'un même biotope* par des hôtes divers peut, soit montrer une communauté des parasites chez ces hôtes (nous en parlerons plus loin), soit entraîner une spéciation du parasite en plusieurs *taxa* indépendants.

C'est ainsi que les Procellariformes nichant en terriers, des îles britanniques et d'Amérique du Nord, ont acquis *Ornithopsylla* et *Actenopsylla* de *Leporidae* primitifs, les « lapins » actuels hébergeant les genres voisins *Euhoplopsyllus*, *Cediopsylla* et *Spilopsyllus*. En zone méditerranéenne, ces mêmes oiseaux sont parasités par *Xenopsylla gratiosa*, étroitement apparentée aux *Xenopsylla* de *Gerbillidae* de cette même région.

Palaeopsylla setzeri, du Pakistan oriental, semble lié au campagnol souterrain *Hyperacrius*. Toutes les autres puces de ce genre sont parasites d'Insectivores fouisseurs (*Talpa*...) ou empruntant les galeries préétablies par les rongeurs (*Sorex*...).

c) *Extinction de l'hôte.* La plupart du temps, la disparition de l'hôte entraîne celle de ses puces. Heureusement, des impondérables jouent quelquefois : alors même que les paléontologistes n'avaient pas encore exhumé de gerbilles en Péninsule ibérique, j'avais récolté dans la province de Teruel *Rhadinopsylla masculana*, parasite strict, comme les formes voisines, de ces rongeurs. De nouveau, récemment, à Eivissa (ou Ibiza), la découverte d'une dent de *Gerbillus* fossile était signalée ; quelques mois plus tard je recevais, provenant précisément de cette île, un autre lot de *R. masculana* (Beaucournu et Alcover, sous presse). Bien sûr, ces 2 populations, l'une ibérique, l'autre des Pityuses, ont évolué : dans leur spécificité évidemment, parasitant *microtidae* et *muridae*, dans leur morphologie également, méritant chacune plus qu'un statut de sous-espèce.

Un autre exemple existe avec *Xenopsylla cunicularis*, espèce jumelle de *X. ramesis*, dont la spéciation n'est due qu'à son passage sur le lapin de garenne en Europe méridionale : passage provoqué là encore par l'extinction des gerbilles.

Le cas de *Caenopsylla laptevi* également est intéressant. Deux sous-espèces en sont connues, isolées géographiquement par quelque 3.000 km, isolées morphologiquement par des critères plus génériques que spécifiques (les genitalia sont presque identiques), isolées enfin par leur spécificité (*C. l. laptevi* parasite le renard *Vulpes vulpes* en Asie mineure et centrale, *C. l. relicta* est inféodé au lapin de garenne en Provence et en Espagne). Je pense que la plus logique explication de ce fait (les deux autres *Caenopsylla* connues parasitant *Ctenodactylus*, rongeur primitif) est que cette puce était inféodée au précurseur de notre *Oryctolagus*. Celui-ci disparaissant, sauf dans l'extrémité occidentale du bassin méditerranéen, la puce en Asie a dû s'adapter au renard pour survivre ; le phénomène « de prédation » est ici exclus puisque ce même renard en Europe n'est pas parasité.

Source : MNHN, Paris

d) *Les phénomènes d'éclatement* [1]. J'avais retenu ce terme, faute de mieux, pour caractériser le cas de certains genres dont la spécificité varie d'une espèce à l'autre, cette variation n'ayant pas, actuellement, de justification satisfaisante. Ce phénomène est important faisant varier l'inféodation de l'hôte primitif jusqu'à l'hôte évolué.

Echidnophaga (*Pulicidae*) en est l'exemple le plus remarquable. Des dix-sept espèces semblant avoir une spécificité définie, 1 parasite les Oiseaux, 1 les Monotrèmes, 7 les Marsupiaux, 1 les Chiroptères, 2 les Ongulés, 2 les Carnivores, 1 les Lagomorphes et 4 les Rongeurs...

A une échelle plus modeste, certains genres considérés comme « récents » sont également éclectiques : *Callopsylla* (*Ceratophyllidae*) contient actuellement 10 espèces liées aux Rongeurs (essentiellement *Microtidae*) et aux Lagomorphes (*Ochotona*), 1 aux Carnivores (*Mustela*), 1 aux Insectivores (*Talpa*) et 6 aux Oiseaux (de l'Hirondelle au Gypaète) ; mais chaque espèce, prise individuellement, est sténoxène, voire même oioxène.

3. — *Spécificité écologique.*

J'entends par là le fait pour un parasite d'être plus inféodé à un microclimat qu'à un parasite (et je serai tenté d'y voir une réminiscence atavique) : en conséquence tous les mammifères évoluant dans ce biotope seront susceptibles d'être parasités.

Dans nos régions, le plus bel exemple est représenté par les *Ctenophthalmus s. sto.* qui, à l'exclusion de quelques taxa spécifiques (*C. bisoctodentatus* de la taupe, *C. solutus* du mulot, *C. apertus* du campagnol méditerranéen) se rencontrent sur les diverses familles de rongeurs, d'insectivores et sur les carnivores pouvant s'intégrer dans leur biocénose (*Mustela nivalis* essentiellement) : je pense que le dénominateur commun est le nid souterrain à forte hygrométrie.

Mais d'autres exemples sont facilement notés : *Hystrichopsylla talpae* montre un cas analogue à celui de *Ctenophthalmus s. sto.* ; *Dasypsyllus gallinulae* (*Ceratophyllidae*) est parasite de tous les oiseaux dont le nid maintient une hygrométrie importante par sa texture ; *Monopsyllus sciurorum* (*Ceratophyllidae*), en plaine et là où manque *Myoxopsylla*, se développe aux dépens de tous les mammifères à nids aériens, *Sciurus*, *Eliomys*, *Glis*, *Muscardinus* et même nous l'avons vu *Martes*, ce qui pose sous un autre angle le problème de la spécificité de cette puce.

Je crois que pour clore ce commentaire des rapports entre la spécificité et la phylogénie des hôtes, le mieux est de citer la conclusion de Hopkins sur ce sujet au 1er Symposium :

« En résumé, le fait que les puces soient non parasites avant l'émergence de l'adulte et que, jusqu'à ce moment elles soient entièrement influencées par des facteurs ambiants nettement indépendants de la phylogénèse de l'hôte, aboutit à une liberté de transfert d'un groupe d'hôte à un autre, rendant flou le schéma originel d'association à tel point que la corrélation actuelle est quasiment inexploitable en tant qu'indicateur de la phylogénèse des hôtes et presque jamais fiable pour la chronologie des associations ».

BIBLIOGRAPHIE

Beaucournu (J. C.), 1969. — Quelques cas de tératologie chez les Siphonaptères. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *44*, 173-196.

Beaucournu (J. C.), 1974. — Sur les *Typhloceras* et *Atyphlocera*s de France (*Siphonaptera*, *Hystrichopsyllidae*). *Ann. Soc. ent. Fr.* (N.S.), *10*, 129-148.

Beaucournu (J. C.), 1976. — *Contribution à l'étude des Siphonaptères de Mammifères du Nord-Ouest de la Région méditerranéenne* (*France*, *Italie*, *Péninsule ibérique*). Thèse d'État Doct. Sciences, Rennes, 284 pp. + planches.

1. Ce cas correspond au « spectre incohérent » (Chabaud, présent Symposium, p. 73).

Source : MNHN, Paris

Beaucournu (J. C.), 1981. — Les ectoparasites du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* : apports à son histoire. *Bull. mens. O.N.C.*, n° *sp.*, 23-35.

Beaucournu (J. C.) et Alcover (J. A.), 1982. — Siphonaptera of small terrestrial mammals. *In* : Pityusic Islands, *Monographiae Biologicae*, sous presse.

Deunff (J.) et Beaucournu (J. C.), 1981. — Phénologie et variations du dermecos chez quelques espèces de *Spinturnicidae* (*Acarina, Mesostigmata*). *Ann. Parasit. hum. et comp.*, *56*, 203-224.

Hopkins (G. H. E.), 1957. — Host-associations of Siphonaptera. (*Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés*, 324 pp.), 64-87.

Humphries (D. A.), 1967. — Function of combs in ectoparasites. *Nature*, *215*, 319.

Jordan (K.), 1947. — On some phylogenetic problems within the order of Siphonapetra. *Tijdschr. Ent.*, *88*, 79-93.

Launay (H.), 1981. — Données préliminaires sur l'écologie de *Xenopsylla cunicularis* Smit, 1957 (*Siphonaptera, Pulicidae*) parasite du lapin de garenne. *Ann. Parasit., hum. et comp.*, sous presse.

Launay (H.), 1981. — Adaptations morphologiques et convergences de la griffe tarsale chez les siphonaptères. *Ann. Par. hum. comp.*, en préparation.

Marshall (A. G.), 1980. — The function of combs in ectoparasitic insects. *In Fleas, Proceedings Intern. Conference Fleas*, Juin 1977, Traub et Starcke, éd., 79-87.

Rothschild (M.), 1975. — Recent advances in our knowledge of the order Siphonaptera. *Annual Rew. Entomology*, *20*, 241-259.

Smit (F. G. A. M.), 1972. — On some adaptive structures in siphonaptera. *Folia Parasitologica*, *19*, 5-17.

Traub (R.), 1981. — Some adaptive modifications in fleas. *In Fleas, Proceedings Intern. Conference Fleas* Juin 1977, Traub et Starcke, éd., 33-67.

Traub (R.) et Evans (T. M.), 1967. — Descriptions of new species of hystrichopsyllid fleas, with notes on arched pronotal combs, convergent evolution and zoogeography (Siphonaptera). *Pacif. Insects*, *9*, 603-677.

DISCUSSION

Mas-Coma. — Vous avez parlé d'un phénomène très curieux et extrêmement intéressant du point de vue évolutif : une espèce de puce qui présente la particularité de ne pas évoluer si l'hôte est castré. J'aimerais bien savoir comment s'explique ce phénomène et s'il y a des cas semblables chez d'autres ectoparasites ?

Aeschlimann. — On observe un phénomène similaire chez les Mallophages.

Fain. — Le phénomène est fréquent chez les Acariens.

Hoffstetter. — Les Puces peuvent-elles apporter des renseignements sur les rapports entre les Primates de l'Ancien Monde et ceux du Nouveau Monde ?

Beaucournu. — Non. Il n'y a pas de puces chez les Singes ; la puce de l'Homme est un parasite de Carnivore (Renard et Blaireau) dans la zone paléarctique ; dans la zone néarctique, elle est beaucoup plus humaine ; le spectre d'hôtes est différent.

Source : MNHN, Paris

NOTES ET DISCUSSIONS SUR LES « INSECTIVORES-PRIMATES » SUGGÉRÉS PAR LEURS ACARIENS PARASITES

I. — Relations entre Hystricomorphes et Primates suggérées par leurs Acariens parasites

par

A. Fain

Dans une étude consacrée aux Acariens parasites de la famille Rhyncoptidae, nous avons attiré l'attention sur la curieuse relation qui semble exister entre les Rongeurs Hystricomorphes afrotropicaux et certains Primates africains ou sud-américains (Fain, 1965). L'existence d'une telle relation est suggérée par la découverte chez ces deux groupes d'hôtes de parasites très spécialisés, apparemment très anciens, faisant partie du même genre ou d'un genre très voisin. Ces constatations ont été faites à plusieurs reprises et pour trois familles différentes de parasites appartenant chacune à un ordre différent d'Acariens, ce qui permet d'exclure toute infestation ou contamination accidentelle. Nous en rappelons ici les circonstances :

1. — La famille Rhyncoptidae renferme actuellement un seul genre, *Rhyncoptes* Lawrence (1956) formé de 4 espèces. Ces espèces présentent une morphologie remarquable en rapport probablement avec leur mode de vie très particulier. Ils vivent en effet avec la partie antérieure du corps profondément enfoncée dans le follicule pileux, et coincée entre le poil et la peau de l'hôte et ils se maintiennent solidement dans cette position grâce à leurs pattes fortement hypertrophiées et armées de puissants crochets.

La première espèce, *Rhyncoptes recurvidens* Lawrence, fut décrite chez un Porc-Épic *Hystrix africaeaustralis*, d'Afrique du Sud. La série typique comprend une dizaine de spécimens.

Trois autres espèces furent découvertes ensuite par moi-même chez des Singes. La première, *R. anastosi* Fain (1962), fut découverte chez des Singes sud-américains des genres *Tamarinus*, *Leontocebus* et *Oedipomidas*. Tous ces spécimens au nombre d'une vingtaine étaient attachés à la peau, en partie enfoncés dans le follicule pileux.

La deuxième espèce, *R. cebi* Fain (1964), fut trouvée dans les mêmes conditions chez *Cebus albifrons*, en provenance du Venezuela.

La troisième espèce, *R. cercopitheci* Fain (1964), fut découverte sur *Cercopithecus mona campbelli*, d'Afrique Occidentale.

2. — La deuxième famille est celle des Halarachnidae (Mesostigmates) formée de plusieurs genres et espèces vivant dans les voies respiratoires chez les Mammifères, principalement les Primates. Un de ces genres, *Rhinophaga*, est représenté par 6 espèces vivant dans les fosses nasales et les sinus. Parmi celles-ci, 2 vivent chez les Singes africains (Cercopithèques ou Cynocephales), 1 vit chez un *Macacus* d'Indonésie, 1 chez l'Orang-Outan et 2 chez le Porc-Épic *Atherurus africanus*, au Zaïre (Fain, 1957).

3. — La troisième famille d'Acariens rencontrée dans des circonstances analogues est celle des Psorergatidae (Prostigmates), formée d'espèces vivant dans l'épaisseur de la peau. Elle comprend actuellement 3 genres : *Psorergates* endémique pour les Muridae, *Psorergatoides* endémique pour les Microchiroptères et *Psorobia* formé de 6 espèces, endémique chacune pour un hôte différent non Muridae. Une espèce vit sur un Bovin, une sur le Mouton, une sur un Mustelidae, une sur *Hystrix africaeaus-*

Source : MNHN, Paris

tralis et une sur *Cercopithecus aethiops pygerythrus*, ces deux derniers hôtes étant originaires d'Afrique du Sud.

Ces trois exemples suggèrent l'existence de relations entre les Porcs-Épics et certains Singes afrotropicaux. On ignore de quelle nature sont ou ont été ces relations et comment certains de ces parasites ont pu passer sur les Singes sud-américains.

BIBLIOGRAPHIE

FAIN, A., 1965. — A Review of the family Rhyncoptidae Lawrence parasitic on Porcupines and Monkeys (Acarina : Sarcoptiformes). (Advances in Acarology, Comstock, Publ. Ithaca N.T. Cornell Univ. press, (II) : 135-159).

II. — FAMILLES OU GENRES D'ACARIENS REPRÉSENTÉS À LA FOIS CHEZ LES PRIMATES AFROTROPICAUX ET LES PRIMATES NÉOTROPICAUX

PAR

A. FAIN

Nous donnons ici une liste de quelques familles d'Acariens parasites qui ont des représentants à la fois chez des Primates de l'Ancien Monde et chez ceux du Nouveau Monde.

1. — Dans la note précédente (nº I), nous avons attiré l'attention sur la présence chez les Singes sud-américains d'un genre d'Acariens (*Rhyncoptes*, famille Rhyncoptidae) qui est également représenté chez un Cercopithèque afrotropical.

2. — Il existe une deuxième famille d'Acariens, celle des Lemurnyssidae (Astigmates) dont les représentants parasitent les Singes africains et les Singes sud-américains. Elle est formée de 2 genres étroitement apparentés et dont l'un *Lemurnyssus* Fain 1957, vit chez un Lorisidae africain alors que l'autre *Mortelmansia* Fain 1959, vit chez des Singes sud-américains. Ces 2 genres comptent au total 4 espèces.

Le genre *Lemurnyssus* fut créé pour une espèce d'Acariens (*Lemurnyssus galagoensis* Fain 1957) vivant sur et en partie dans la muqueuse nasale d'un *Galago senegalensis moholi* capturé et examiné au Rwanda.

Le genre *Mortelmansia* comprend 3 espèces vivant également sur la muqueuse nasale, mais chez des Singes neotropicaux. Deux espèces furent trouvées chez *Saimiri sciurea* (*Mortelmansia longus* Fain et *M. brevis* Fain) et sur une *Callithrix jacchus* (*M. duboisi* Fain 1964). Ces Singes avaient été importés d'Amérique du Sud et étaient morts à Anvers peu de temps après leur arrivée dans cette ville. L'existence de la famille Lemurnyssidae chez les Lorisidae et les Singes néotropicaux, et seulement chez ces hôtes, plaiderait pour une parenté entre ces groupes de Primates.

3. — La famille Psoroptidae est formée actuellement de 10 sous-familles parasitant divers ordres de Mammifères. L'une de ces sous-familles, Cebalginae, comprend 6 genres et 7 espèces toutes endémiques pour ces hôtes. Ces parasites vivent sur la peau et produisent des gales.

Par leurs caractères généraux, ces Acariens rappellent assez bien ceux de la sous-famille Paracoroptinae vivant chez les Singes afrotropicaux (Cercopithèques, Colobes, Chimpanzé et Gorille). Ils se distinguent cependant nettement de ces derniers par l'existence de caractères de spécialisation qui leur sont propres (aspect de l'extrémité postérieure du corps chez la femelle renforcée par un cadre sclérifié, modification remarquable des pattes III chez le mâle).

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

FAIN, A., 1957. — Notes sur l'acariase des voies respiratoires chez l'homme et chez les animaux. Description de deux nouveaux acariens chez un lémurien et des rongeurs. *Ann. Soc. belge Méd. Trop.*, XXXVII (4) : 469-482.

FAIN, A., 1959. — Deux nouveaux Acariens nasicoles chez un Singe platyrrhinien *Saïmiri sciurea* (L.). *Bull. Soc. Roy. Zool. Anvers*, (*12*) : 3-12.

FAIN, A., 1963. — Les Acariens producteurs de gale chez les Lémuriens et les singes avec une étude des Psoroptidae (Sarcoptiformes). *Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belgique*, XXXIX (32) : 1-125.

FAIN, A., 1964. — Les Lemurnyssidae parasites nasicoles des Lorisidae africains et des Cebidae sud-américains. Description d'une espèce nouvelle. (Acarina : Sarcoptiformes). *Ann. Soc. belge Méd. Trop.* 1944, *44* (3) : 453-458.

FAIN, A., 1965. — A review of the family Rhyncoptidae Lawrence parasitic on Porcupines and Monkeys (Acarina : Sarcoptiformes). Advances in Acarology, Comstock, Publ. Ithaca N.T. Cornel Univ. press, (II) : 135-159.

III. — REMARQUES SUR LES ACARIENS PILICOLES PARASITES DES INSECTIVORES, RONGEURS ET LÉMURIENS DE MADAGASCAR

PAR

A. FAIN

A. — FAMILLE ATOPOMELIDAE (Ordre des Astigmates).

1. — Genre *Listrophoroides* (Atopomelidae, Atopomelinae).

Il existe chez les Rongeurs afroasiatiques un genre d'acariens pilicoles, le genre *Listrophoroides* qui compte actuellement 159 espèces réparties dans 15 sous-genres.

Ce genre est complètement absent en Europe. En Amérique, il n'est représenté que par une seule espèce cosmopolite (*L. cucullatus*) qui a été importée avec son hôte *Rattus rattus*. En Australie, il est représenté par une espèce endémique et l'espèce cosmopolite *L. cucullatus*.

Ce genre est donc pratiquement confiné à la Région afro-asiatique. Il comprend 53 espèces dans la Région orientale (Nouvelle-Guinée comprise), 56 espèces en Afrique afrotropicale et 49 espèces à Madagascar.

En Asie, ce genre n'est rencontré pratiquement que chez les Muridae et toutes les espèces sont endémiques pour cette région, à l'exception de l'espèce qui vit sur *Rattus rattus*.

A Madagascar, les espèces sont groupées dans 7 sous-genres dont 6 sont endémiques, le septième étant également représenté en Afrique.

Un fait intéressant est qu'à Madagascar le genre *Listrophoroides* s. lat. parasite non seulement les Rongeurs (Nesomyidae) mais aussi les Insectivores (Tenrecidae, Oryzoryctinae) et les Primates (Lemuridae). En Afrique, ce genre se rencontre chez les Rongeurs et les Primates (*Galago*).

Cette multiplicité des espèces et des sous-genres à laquelle s'ajoute la diversité des hôtes plaident en faveur de l'ancienneté du genre *Listrophoroides* dans ces régions. Il semble donc probable qu'il a pris naissance soit à Madagascar, soit en Afrique.

Les Tenrecidae pourraient constituer les hôtes primitifs du genre *Listrophoroides* à Madagascar.

Source : MNHN, Paris

Le sous-genre *Alistrophoroides* représenté à la fois sur des Tenrecidae malgaches et sur des Muridae Afrotropicaux pourrait être à l'origine du groupe en Afrique. Le passage du groupe sur des Muridae asiatiques a pu se réaliser par l'intermédiaire du sous-genre typique *Listrophoroides* qui est représenté en Afrique et en Asie. Le grand succès de ce sous-genre en Asie peut s'expliquer par le foisonnement des espèces du genre *Rattus* qui semblent être des hôtes particulièrement favorables au développement de ces acariens.

Cette hypothèse de l'origine malgache du genre *Listrophoroides* est renforcée par l'existence chez ces mêmes Tenrecidae de Madagascar, mais cette fois chez les Tenrecinae, d'acariens de la même famille que le genre *Listrophoroides* mais d'une autre sous-famille (celle des Centetesinae) nettement plus primitive que le genre *Listrophoroides*.

Spécificité des espèces de Listrophoroides *à Madagascar.*

Le sous-genre *Pallistrophoroides* avec ses 17 espèces et le sous-genre *Eulistrophoroides* avec ses 4 espèces sont entièrement inféodés aux Nesomyidae.

Les sous-genres *Madlistrophoroides* et *Alistrophoroides* comprennent ensemble 13 espèces parmi lesquelles 11 sont endémiques sur les Tenrecidae (Oryzorictinae) et 2 sont habituellement trouvées sur des Tenrecidae et aussi mais peut-être par accident, sur des Nesomyidae.

Enfin le sous-genre *Lemurlistrophoroides* compte 12 espèces dont 10 ne sont rencontrées que chez les Lemuridae, la onzième chez un Lemuridae et un Carnivore et la douzième seulement chez un Carnivore mais je pense qu'il s'agissait peut-être d'infestations accidentelles.

Il est intéressant de signaler que le genre *Lemurlistrophoroides* n'est pas représenté chez les Lorisidae d'Afrique mais ces derniers hébergent le genre endémique *Lemuroptes*, formé de 4 espèces. Ce genre présente certaines ressemblances avec *Lemurlistrophoroides* mais il est cependant nettement plus spécialisé.

2. — Atopomelidae (Centetesiinae).

Cette sous-famille est représentée par 2 genres comptant au total 4 espèces qui sont toutes inféodées aux Tenrecinae de Madagascar. Ces 2 genres sont plus primitifs que le genre *Listrophoroides*.

B. — Famille Myobiidae (Ordre des Prostigmata).

Aucun Myobiidae n'est connu des Rongeurs Nesomyidae de Madagascar alors que l'autre famille pilicole, celle des Atopomelidae est au contraire bien représentée chez ces hôtes.

Les Insectivores Tenrecidae (Oryzorictinae) de Madagascar sont parasités par 4 genres endémiques comptant au total 13 espèces. Pour mémoire, les Potamogales africains qui sont également des Tenrecidae hébergent 1 genre monotypique formé de 2 espèces (voir autre note).

BIBLIOGRAPHIE

Fain, A., 1976. — Faune de Madagascar. Arachnides, Acariens, Astigmata, Listrophoroidea. ORSTOM, CNRS Paris, 42 : 1-131.

Fain, A., 1972. — Les Listrophoridés en Afrique au Sud du Sahara (Acarina, Sarcoptiformes). III. Famille Atopomelidae. *Ann. Mus. roy. Afr. Cent.* (8°) *Sci. Zool. n° 197* : 1-200.

Fain, A. & Lukoschus, F. S., 1976. — Observations sur les Myobiidae parasites d'Insectivores avec description de taxa nouveaux. *Acta Zool. Path. Antverp., 66* : 121-188.

Fain, A. & Lukoschus, F. S., 1977. — Nouvelles observations sur les Myobiidae parasites de rongeurs (Acarina : Prostigmates). *Acta Zool. Path. Antverp., 69* : 11-98.

Source : MNHN, Paris

NOTES ET DISCUSSIONS SUR LES CHIROPTÈRES ET LEURS PARASITES

I. — Trichostrongyloïdes et Chiroptères

PAR

M.-C. Durette-Desset

Le peuplement des Chiroptères est constitué de deux ensembles très différents.

1. — Le genre *Strongylacantha*, très archaïque et inféodé aux Rhinolophoidea.
2. — Une douzaine de genres, répartis dans le Monde entier mais essentiellement parasites de Microchiroptères à régime insectivore. Nous pensons qu'ils dérivent de parasites d'Insectivores Tenrecoidea.

A la base se rencontrent des genres présents dans l'Ancien et le Nouveau Monde (dont ceux du *Tupaia*).

Par contre, les genres plus récents se sont différenciés en 2 grands groupes suivant leur origine géographique : Ancien ou Nouveau Monde.

Ceci implique :

a) que les Chiroptères d'Amérique du Nord bien que proches des Chiroptères paléarctiques ont une faune parasitaire qui provient d'Amérique du Sud.

b) que les parasites n'ont pas suivi leurs hôtes au cours des migrations de ceux-ci par le détroit de Behring et que l'adaptation des Nématodes ne s'est probablement pas faite en même temps que la diversification des hôtes mais postérieurement à celle-ci.

Il est à remarquer qu'à notre connaissance aucun Trichostrongyloïde n'a été décrit chez les Megachiroptères.

II. — Affinités entre Tupaiidae et Chiroptères

PAR

M.-C. Durette-Desset

Deux genres de Trichostrongyloidea sont connus chez les Tupaidae.

a) *Nycteridostrongylus* sous-genre *Petiellus*. Le sous-genre *Nycteridostrongylus* est connu de Miniopterès en Australie et au Viet-Nam.

b) *Tupaiostrongylus*, morphologiquement très proche d'*Anoplostrongylus*, parasite de Microchiroptères néotropicaux.

Les éléments suivants paraissent s'opposer à l'hypothèse d'une capture : Les *Tupaia* et les Chiroptères ont une écologie différente. Un des deux Nématodes de Chiroptères correspondant à ceux du *Tupaia* est caractéristique du Nouveau Monde et non de l'Ancien Monde. La morphologie des espèces du *Tupaia* ne correspond pas à une simple spéciation des formes correspondantes des Chiroptères, elles sont plus spécialisées à certains égards et moins évoluées à d'autres.

Source : MNHN, Paris

Nous pensons donc nous trouver devant un véritable exemple de spécificité phylogénique, impliquant une affinité zoologique réelle entre Tupaiidae et Chiroptères.

Le travail de Simonetta, s'appuyant sur les caractères crâniens, insiste sur une affinité possible entre les Chiroptères et les Tupaiidae. Nous pensons que les Nématodes Trichostrongyloidea apportent un argument en faveur de cette thèse.

Nous pouvons noter aussi que, chez les Spirurides, le genre *Trichospirura* (parasite fondamentalement aquatique adapté secondairement à des Mammifères), est connu dans les localisations aberrantes suivantes :

a) Pancréas de Primates au Brésil.
b) Canaux salivaires du *Tupaia* en Malaisie.
c) Intestin de Microchiroptères en Malaisie.

BIBLIOGRAPHIE

Chabaud, A. G. et M. C., Durette-Desset, 1975. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, 280, Sér. D, p. 201-203.
Simonetta, A. M., 1960. — *Monitore Zoologico Italiano*, 58, 1-2 ; p. 1-13.

III. — Évolution de certains Sarcoptidae parasites de Chiroptères

par

A. Fain

Les Acariens de la famille Sarcoptidae constituent un bon exemple d'évolution parallèle et ils nous permettent de comprendre comment des parasites de Chiroptères ont pu passer sur les Rongeurs (Fain, 1976).

Chez ces parasites, c'est le nombre de poils dorsaux qui constitue le meilleur critère de l'évolution.

Le genre le plus primitif est *Nycteridocoptes*. Il porte 12 paires de poils sur la face dorsale du corps dont 5 paires de poils dorsaux, 5 paires de poils latéraux et 2 paires de poils anaux. Ce genre est endémique pour l'Ancien Monde. Il compte 9 espèces chez les Megachiroptères et 4 espèces chez les Microchiroptères dont 2 chez les Vespertilionidae, 1 espèce chez les Rhinolophidae et 1 espèce chez les Hipposideridae.

Un deuxième genre, plus évolué, est *Chirnyssoides*. La face dorsale porte encore les 5 paires de poils latéraux mais il n'y a plus que 4 paires de poils dorsaux et une seule paire de poils anaux, soit un total de 10 paires. Ce genre comporte 8 espèces endémiques pour les Phyllostomatidae.

Les deux genres les plus évolués de la famille sont *Notoedres* et *Chirnyssus*. Chez ces genres, la face dorsale porte seulement 3 paires de poils dorsaux, 4 paires de poils latéraux et une paire d'anaux, soit au total 8 paires.

Le genre *Chirnyssus* est représenté par 2 espèces vivant chez des Microchiroptères (1 espèce chez les Vespertilionidae et 1 espèce chez les Emballonuridae). Le genre *Notoedres* se rencontre chez les Vespertilionidae (8 espèces), les Emballonuridae (2 espèces) et les Molossidae (8 espèces). Ce genre est encore représenté chez les Rongeurs par 5 espèces, chez un Lorisidae par 1 espèce et chez un Carnivore par 1 espèce. On voit donc que des Sarcoptidae sont passés des Megachiroptères aux Rongeurs en passant pas les Microchiroptères.

BIBLIOGRAPHIE

Fain, A., 1976. — Les Acariens parasites des chauves-souris, biologie, rôle pathogène, spécificité, évolution parallèle parasites-hôtes. *Ann. Spéléol.*, *31* : 3-25.

Source : MNHN, Paris

HYPOTHÈSES SUR LA PHYLOGÉNIE DES CYCLES ET SPECTRE D'HÔTES DES COCCIDIOMORPHES

PAR

Irène LANDAU

Les Coccidies les plus connues sont celles qui parasitent les animaux domestiques tels que le lapin ou le bétail, et les biologistes sont formés dans l'idée que les cycles des Coccidies sont fondamentalement des cycles monoxènes de parasites intestinaux. Nous pensons au contraire : *a*) que le cycle fondamental d'une Coccidie n'est pas monoxène, mais hétéroxène ; *b*) que la localisation primitive d'un Coccidiomorphe n'est pas une cellule de l'épithélium digestif, mais le tissu réticuloendothélial de la cavité générale. L'analyse du spectre d'hôtes nous paraît apporter un argument décisif en faveur de ces 2 hypothèses, si l'on admet que les Coccidies se sont adaptées aux Vertébrés dès le Trias ou le Jurassique dans un milieu aquatique.

I. — *Hétéroxénie fondamentale des Coccidiomorphes.*

En milieu aquatique, les cycles parasitaires ne sont monoxènes que dans des cas tout à fait exceptionnels, car la dilution rend la probabilité de transmission trop faible. Pratiquement tous les cycles d'endoparasites marins et la presque totalité des cycles dans l'eau douce sont hétéroxènes. Nous avons donc supposé qu'il en était de même pour les Coccidies de Poissons marins, et nous avons pu montrer (Landau et coll., 1976) qu'un oocyste d'*Eimeria* de Murène ingéré par un Mysidacé libérait ses sporozoïtes dans le tube digestif de ce nouvel hôte ; ceux-ci pénètrent dans la paroi intestinale du Crustacé et y restent en attente. Solangi et Overstreet, en 1980, ont montré que des poissons du genre *Fundulus* pouvaient s'infecter en ingérant des Crevettes préalablement nourries avec des oocystes d'*Eimeria funduli*. La concentration des oocystes dans le milieu aquatique se ferait par l'intermédiaire d'une pyramide alimentaire ayant à sa base des Invertébrés benthiques et à son sommet des Poissons carnivores.

En dehors des quelques cycles d'animaux domestiques élucidés, la transmission des Coccidies reste presque totalement inconnue. Cependant, si l'on consulte la liste d'hôtes (cf. Pellérdy, 1974), on constate que la plupart des animaux porteurs de Coccidies ont un régime alimentaire incompatible avec la possibilité de s'infecter régulièrement par ingestion directe d'oocystes. Une pyramide alimentaire paraît a priori indispensable dans la plupart des cas ; pour tous les animaux aquatiques, pour les Reptiles, et en particulier les Serpents, les Oiseaux insectivores et les prédateurs en général, qui forment la partie dominante de la liste d'hôtes.

Le cycle monoxène nous paraît donc, en fin de compte, un phénomène surajouté secondairement et qui se rencontre chez les Herbivores stricts : Lagomorphes, Bovidés, Microtidés, etc..., ou chez des animaux vivant dans une grande promiscuité : Poules domestiques par exemple.

II. — *Localisation dans l'organisme.*

Tous les auteurs admettent que les Coccidies de Vertébrés dérivent des Grégarines d'Invertébrés, et, ici encore, les Grégarines ectoparasites de l'épithélium intestinal sont mieux connues que

Source : MNHN, Paris

les Grégarines cœlomiques. Il était donc naturel de trouver dans les traités la notion que l'endoparasitisme de l'épithélium intestinal dérive de l'ectoparasitisme des Grégarines. Cette notion pouvait paraître d'autant plus admissible que certaines Coccidies vivent en ectoparasites de l'épithélium rectal de Vertébrés.

En réalité, chez les Invertébrés, comme chez les Vertébrés, les cellules macrophagiques de la cavité générale et des organes qu'elle contient sont moins spécialisées que celles de l'épithélium digestif. Nos résultats expérimentaux sur les cycles d'Adeleidea (en particulier, *Hepatozoon domerguei*) nous ont conduite depuis longtemps (Landau 1973) à soutenir l'hypothèse du caractère primitif des Grégarines et des Coccidies cœlomiques et des organes clos, et du caractère secondaire et spécialisé de la localisation intestinale.

III. — *Spectre d'hôtes et évolution des cycles.*

A la suite des analyses faites précédemment, nous avons été amenée à admettre qu'hétéroxénie et localisation dans la cavité générale et les organes clos sont des éléments fondamentaux et primitifs des Coccidies.

Dans l'immense majorité des cas, les cycles évolutifs n'ayant pas été reproduits, nous ne pouvons savoir si les espèces sont monoxènes ou hétéroxènes. Cependant, si nous examinons les localisations en fonction de l'ancienneté zoologique de l'hôte, nous constatons les faits suivants :

a) Les Poissons et les Crocodiles ont, pratiquement tous, des Adeleidea et des Eimeridea cœlomiques ou des organes clos. Ils n'ont jamais de Coccidies de l'épithélium intestinal.

b) Les Coccidiomorphes des Chéloniens aquatiques et, en particulier les *Eimeria*, sont si mal connus qu'il est difficile de savoir quelle est leur localisation. Il semble bien qu'elle soit généralement extra-intestinale.

c) Toute une série d'animaux ont des infections tantôt cœlomiques, tantôt dans l'épithélium intestinal ; ce sont : les Amphibiens, les Reptiles modernes, et surtout les Serpents, les Oiseaux.

d) Enfin, les Mammifères conservent quelques cas de localisation réticulo-endothéliale, mais, dans la majorité des cas, les Coccidies sont parasites de l'épithélium d'un organe creux permettant l'élimination directe des oocystes à l'extérieur.

Nous sommes donc conduite à admettre l'arbre phylétique représenté Fig. 1. Ce schéma évolutif implique que les Coccidiomorphes de Vertébrés sont apparus dès le Trias ou le Jurassique, et que nous conservons de nombreuses images de ces formes ancestrales chez les Vertébrés qui ont relativement peu évolué depuis cette époque, c'est-à-dire les Crocodiles et certains Poissons.

BIBLIOGRAPHIE

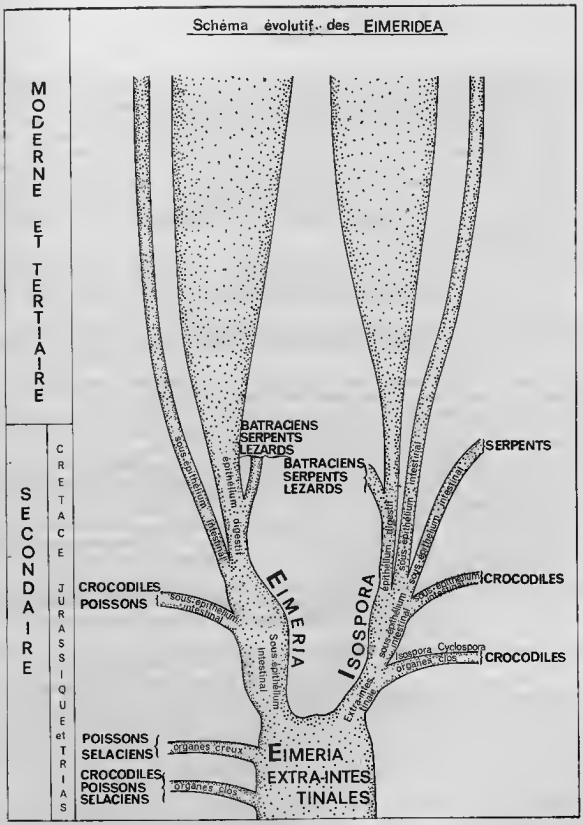
Landau, I., 1973. — Diversité des mécanismes assurant la pérennité de l'infection chez les Sporozoaires Coccidiomorphes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série A, Zoologie, *77* : 62 p.

Landau, I., Marteau, M., Golvan, Y., Chabaud, A. G. et Boulard, Y., 1975. — Hétéroxénie chez les Coccidies intestinales de Poissons, *C. R. Acad. Sc. Paris*, *281*, série D : 1721.

Pellérdy, L. P., 1974. — Coccidia and Coccidiosis. *Verlag Paul Parey* — Berlin und Hamburg — et Akademiai Kiado — Budapest : 959 p.

Solangi, M. A. et Overstreet, R. M., 1980. — Biology and Pathogenesis of the Coccidium *Eimeria funduli* infecting killifishes. *J. Parasit.*, *66* : 513-526.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

Baker J. — From where do you derive the Haemosporidia ? Have they developed from the specialized secondarily monoxenous intestinal coccidia (*Eimeria*), or from presumably more primitive forms such as *Toxoplasma* (or *Isospora*), having development (endodyogeny = ? schizogony) in the cells of closed organs as well as in the cells of the intestinal wall ? To derive Haemosporidia from this *Toxoplasma* — *Isospora* scheme, it would be necessary only (in outline) to suppress the intestinal schizogony and to transfer the intestinal gametogony plus sporogony to the newly acquired second host (insect). This would accord well with Mme Landau's basic precepts that the coccidia are fundamentally heteroxenous parasites of the closed organs. I think Mme Landau's argument is very convincing. I also accept her proposal that a " pyramide alimentaire " is often necessary to explain transmission. I think this probably applies also to the Myxosporidia, and that failure to appreciate this may explain the general failure to achieve experimental transmissions with this group. But this is outside the scope of Mme Landau's interesting communication !

Garnham. — How did the parasites of the haemocoelomic cavity of Invertebrates reach the intestine (either subintestinal tissue or epithelium) of the Vertebrates and thus give rise 1) to the Eimeriidae, including *Schellackia*, etc... whose gametocytes eventually escaped into the blood or 2) to the Haemosporidiidae e.g. *Hepatocystis* whose sporozoites eventually invaded the liver and whose gametocytes finally entered the blood ?

Landau. — Between the parasites of the coelom and intestinal epithelium there are many species for which the infective forms accumulate in the submucosa and are released into the lumen of the intestine through the formation of an abscess.

Euzet. — Il semble *a priori* plus logique qu'un parasite infestant son hôte par voie buccale, puis excrété par voie digestive, effectue tout son cycle dans l'épithélium intestinal.

Landau. — C'est le caractère général du phénomène de prédation chez les Coccidiomorphes, autant que la liste d'hôtes, qui paraît être en faveur de l'hypothèse d'un parasitisme qui, à l'origine, se développe avant tout dans les organes de la cavité générale.

Chabaud. — L'idée du parasitisme de la lumière intestinale comme stade intermédiaire entre la vie libre et le parasitisme tissulaire est une idée simple qui ne semble pas correspondre aux faits. Chez les Strongles, par exemple, il est bien établi que le parasitisme par pénétration cutanée est plus primitif que le parasitisme par infestation orale.

Euzet. — frène Landau dit que lorsqu'il y avait parasitisme, par une même espèce, à la fois de l'épithélium et du sous-épithélium intestinal, la sporogonie était sous-épithéliale, et la schizogonie, qui serait un phénomène surajouté, épithéliale. Pourquoi considérer que la schizogonie soit un phénomène surajouté et non primitif chez les Coccidomorphes ?

Landau. — Pour avoir une phylogénie cohérente des Sporozoaires, il est nécessaire d'admettre que la reproduction sexuée est le phénomène primitif et que la reproduction asexuée est un phénomène surajouté.

Ainsi, il est naturel de faire dériver *Plasmodium* d'*Hepatocystis*, mais la thèse inverse est absurde et personne ne l'a jamais soutenue.

Euzet. — Vous avez parlé d'hôte intermédiaire dans le cycle des Coccidies de Poissons. Je pense qu'il s'agit plutôt d'un hôte paraténique. Ces hôtes, non obligatoires, sont écologiquement nécessaires.

Chabaud. — D'accord en principe. Mais pour être certain d'un phénomène de paraténie, il faudrait que le cycle direct sans passage par Invertébré soit physiologiquement réalisable. Ce n'est pas du tout démontré.

Source : MNHN, Paris

LES OXYURIDÉS D'ÉCUREUILS
RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET ÉVOLUTION

PAR

J.-P. HUGOT

INTRODUCTION

Les Oxyuridés sont connus chez de nombreux mammifères et se sont particulièrement diversifiés chez les Marsupiaux, les Primates et les Rongeurs. Les caractères les plus utilisés dans l'étude de leur évolution sont :

— d'une part, la morphologie des organes génitaux mâles et des œufs, qui évolue relativement lentement et permet par conséquent de préciser les affinités des principales lignées entre elles (sous-familles et genres essentiellement) ;

— d'autre part, la morphologie des structures céphaliques qui évolue beaucoup plus rapidement et permet donc d'étudier la succession des formes dans des groupes plus restreints (à l'intérieur des genres ou des sous-genres par exemple).

Le plus souvent, à un groupe d'hôtes particulier, correspondent, soit un seul genre d'oxyures, soit plusieurs genres étroitement apparentés. Les Sciuridés font exception à cette règle [1]. Leurs oxyures appartiennent en effet à sept genres que leurs affinités morphologiques permettent de distribuer dans trois groupes bien distincts :

1) Oxyures dont des formes voisines sont connues chez les Primates : trois genres.

2) Oxyures dont des formes voisines sont connues soit chez des Bovidés, soit chez des Dermoptères : un seul genre.

3) Oxyures dont des formes voisines sont connues chez d'autres Rongeurs : trois genres.

I. — *Oxyures voisins de ceux connus chez des Primates.*

Trois genres : *Enterobius*, *Lemuricola* et *Rauschtineria*.

1. Le genre *Enterobius* rassemble les oxyures de tous les Primates catarhiniens et de l'homme. Une espèce de ce genre est rencontrée chez un écureuil Xerini d'Afrique australe (*Geosciurus*). On peut interpréter ce parasitisme comme résultant d'un phénomène de capture relativement récent puisqu'il n'aboutit chez l'hôte nouveau qu'à une spéciation. Les espèces les plus proches du parasite de cet écureuil sont rencontrées chez les Colobinés.

1. Les Sciuridés sont connus dans le monde entier sauf Madagascar et l'Australie. On connaît leurs oxyures dans toutes les régions qu'ils habitent, sauf la région néotropicale.

Source : MNHN, Paris

2. Le genre *Lemuricola* est rencontré actuellement soit chez les Lémurinés malgaches, soit chez les Lorisinés orientaux (les Lorisinés éthiopiens ne semblent pas héberger d'oxyures). Une espèce de ce genre est rencontrée dans la région néarctique chez *Sciurus carolinensis*, *Sciurus niger* et *Glaucomys volans*, et en Europe chez *Sciurus vulgaris*. Cette espèce est nettement différente des autres *Lemuricola* et a, pour cette raison, été placée dans un sous-genre particulier : *Rodentoxyuris*. Dans ce cas, il y a également eu capture, mais le phénomène peut être considéré comme ancien, puisqu'il a abouti à une différenciation marquée chez l'hôte nouveau.

La présence de la même espèce de part et d'autre de l'Atlantique paraît difficile à interpréter du point de vue de la paléogéographie. En effet, si les Lémuriens ont vécu en Amérique du Nord et en Europe au début du Tertiaire, ils ont disparu de ces régions bien avant l'apparition des premiers écureuils.

3. Le genre *Rauschtineria* ne parasite que des écureuils. On y connaît deux espèces : la plus primitive est rencontrée chez *Eutamias*, la plus évoluée chez *Citellus*. Ces espèces, qui ne sont connues que dans la région néarctique, ont des affinités morphologiques avec le genre *Lemuricola* et également avec un autre genre néarctique, parasite de Rongeurs *Hétéromyidés*. Ces oxyures sont donc probablement issus d'un groupe primitif qui s'est diversifié principalement en Amérique du Nord.

II. — *Oxyures voisins de ceux connus chez les Bovidés et les Dermoptères : Citellina.*

Le genre *Citellina*, parasite d'écureuils, et le genre *Skrjabinema*, parasite de bovidés, semblent dériver tous deux du genre *Auchenacantha*, parasite de *Dermoptères*, qui présente les caractères les plus primitifs.

On rencontre *Citellina* dans :

1. la région paléarctique : chez *Sciurus vulgaris* (en Chine) et *Pteromys volans* (dans toute son aire de répartition) ;

2. la région orientale : chez différentes espèces du sous-genre *Callosciurus* (*Tamiops*) (dans toute son aire de répartition) ;

3. la région holarctique : chez *Citellus* et *Marmota* (des Alpes au Mexique).

A chaque genre d'écureuil correspond chez les oxyures un type de structures céphaliques particulier et les relations phylétiques que l'on peut supposer entre ces différents types conduisent aux hypothèses suivantes :

a) le genre *Citellina* se serait d'abord différencié chez des écureuils arboricoles paléarctiques : *Sciurus* et *Pteromys* ;

b) secondairement il aurait été capturé par *Tamiops*, dont l'aire de répartition occupe du Sud de la Chine au Sud de l'Himalaya une position frontière entre les régions paléarctique et orientale ;

c) sa capture ultérieure par des écureuils terrestres d'origine néarctique aurait abouti à une différenciation plus marquée des structures céphaliques chez les hôtes nouveaux et à la dissémination de ces formes nouvelles dans l'aire de répartition de leurs hôtes ;

d) des deux formes holarctiques, la plus primitive est rencontrée chez *Citellus*, la plus évoluée chez *Marmota*.

III. — *Oxyures voisins de ceux rencontrés chez d'autres Rongeurs.*

Ils appartiennent à trois genres différents : *Syphariста*, *Syphatineria* et *Syphabulea* qui parasitent exclusivement des écureuils et forment avec le genre *Hilgertia*, parasite de *Ctenodactylidés*, et le vaste genre *Syphacia*, parasite de l'ensemble des Muroidea, la sous-famille des Syphaciinea (fig. 1).

1. Le genre *Syphatineria* est rencontré :

— dans la région paléarctique avec une seule espèce, très primitive, chez *Atlantoxerus* au Maroc ;

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

— dans la région éthiopienne avec deux espèces primitives chez *Xerus* et un groupe d'espèces plus évoluées réparties chez les Protoxerini et les Funambulini ;

— dans la région orientale avec un groupe d'espèces peu évoluées chez les Funambulini, un groupe très évolué chez les Callosciurini.

2. Le genre *Syphabulea*. Les caractères morphologiques des *Syphabulea* permettent de les considérer comme les formes hyperévoluées des parasites de Callosciurini. On les rencontre dans :

— la région orientale, chez quelques Callosciurini, mais surtout chez les écureuils volants appartenant aux genres *Hylopetes*, *Iomys* et *Ptilocercus* ;

— la région holarctique où une même espèce parasite *Sciurotamias* en Chine, *Tamiasciurus* et *Glaucomys sabrinus* au Canada, et une deuxième espèce *Glaucomys volans* dans l'est américain.

3. Le genre *Sypharista* est rencontré :

— dans la région paléarctique : au Japon chez un *Petaurista*, avec une seule espèce très primitive ;

— dans toute la région orientale où il parasite régulièrement le genre *Ratufa* et les écureuils volants appartenant aux genres : *Petaurista*, *Petinomys* et *Pteromyscus*.

L'étude des caractères morphologiques des *Sypharista* montre qu'ils ont évolué parallèlement aux *Syphatineria*, mais en conservant une série de caractères primitifs que l'on rencontre également chez les espèces les moins évoluées des autres genres de la sous-famille, et en particulier, chez l'unique espèce du genre *Hilgertia*, parasite de Ctenodactylidés en Afrique du Nord qui représente assez bien le type ancestral dont ont pu dériver toutes les autres formes. Il semble donc que tout ce groupe se soit initialement développé chez des Rongeurs primitifs dans la région paléarctique.

IV. — *Chronologie* (fig. 2).

L'histoire des oxyures d'écureuils semble s'être déroulée selon trois épisodes principaux correspondant chacun à une époque particulière de l'histoire paléontologique des mammifères :

Paleogène.

1. Différenciation chez des mammifères anciens de trois grands groupes d'oxyures :

a) *Lemuricola* chez les Lémuriens.
b) *Auchenacantha* chez les Dermoptères.
c) *Hilgertia* chez les Ctenodactylidés.

2. Dans chacun de ces groupes initiaux, des parasites se spécialisent chez les premiers écureuils et donnent naissance à quatre grandes lignées :

a) *Lemuricola* donne *L.* (*Rodentonyuris*) chez les écureuils arboricoles néarctiques.
b) *Auchenacantha* donne *Citellina* chez les écureuils arboricoles paléarctiques.
c) *Hilgertia* va donner naissance à deux lignées distinctes :

Syphatineria chez les premiers Xerini en Europe,
Sypharista chez les écureuils arboricoles dans la région orientale.

Neogène.

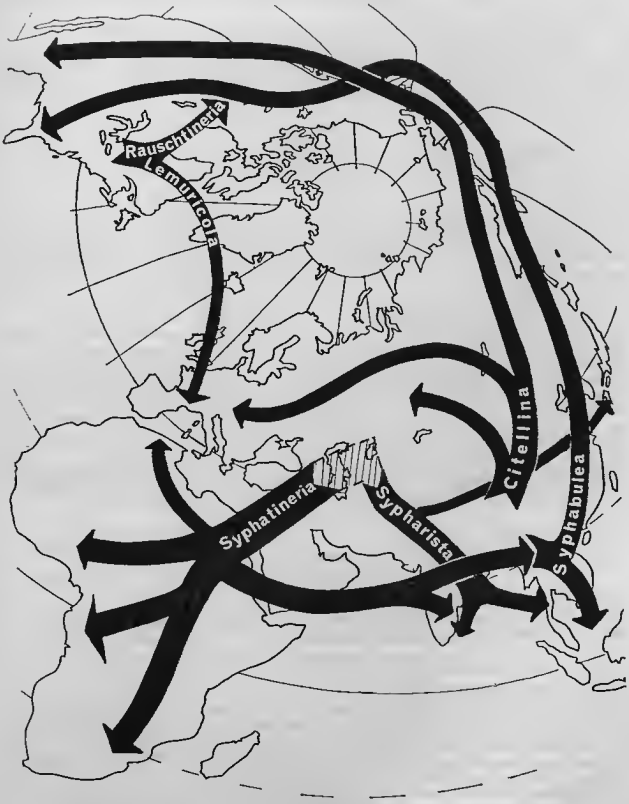
1. Chaque lignée se développe et occupe une des régions dans lesquelles se différencient les écureuils :

— région néarctique : *Lemuricola* (*Rodentozyuris*) chez *Sciurus* puis *Glaucomys* ; *Rauschtineria* chez *Eutamias*, puis *Citellus* ;

— région paléarctique : *Citellina* chez *Sciurus* et *Pteromys*, puis chez *Citellus* et *Marmota*

— région orientale : *Sypharista* chez *Ratufa*, *Petaurista*, *Petinomys* et *Pteromyscus* ;

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

— région éthiopienne : *Syphatineria* chez les Xerini, puis chez les *Funambulini* et *Protoxerini*.

2. Secondairement, deux de ces lignées vont s'étendre à d'autres régions :

— *Citellina* : va devenir holarctique, véhiculée par les Marmotini.

— *Syphatineria*, probablement véhiculée par les Funambulini, va envahir la région orientale où, concurrençant *Sypharista*, elle va coloniser l'ensemble des écureuils arboricoles et avec *Syphabulea* certains écureuils volants : *Hylopetes*, *Iomys* et *Ptilocercas*.

Pleistocène.

Syphabulea traverse le détroit de Behring, véhiculée par les *Tamiasciurini* ; capturée par les *Glaucomys*, elle atteint avec eux son extension maximale.

Conclusion.

1. Si l'on considère les oxyures de l'ensemble des écureuils on constate, au contraire de ce que l'on peut observer chez d'autres mammifères, que ces parasites appartiennent à des groupes d'origine très variée ; il semble qu'il faille considérer ce phénomène comme résultant de la simultanéité de deux événements :

a) la dispersion des écureuils,

b) la différenciation des Oxyuridés,

qui a permis que ces rongeurs soient infestés localement par les parasites d'autres mammifères écologiquement et géographiquement voisins : Lémuriens, Dermoptères, Ctenodactylidés.

2. Il n'existe pas de lignée parasitaire spécifique aux écureuils volants : dans chacune des régions zoogéographiques où ces animaux sont rencontrés, ils sont parasités par le même genre et parfois la même espèce d'Oxyuridé que les écureuils arboricoles qui sont leurs voisins géographiques ; en outre, dans la plupart des cas, les écureuils vrais peuvent être considérés comme les hôtes primitifs de ces oxyures ; ces observations s'accommodent bien d'une origine polyphylétique des écureuils volants, dont l'hypothèse est suggérée par une série de travaux récents.

3. Les mêmes observations suggèrent qu'il puisse exister un lien entre les écureuils du genre *Ratufa* et certains écureuils volants qui leur sont sympatriques et hébergent les mêmes parasites : *Petaurista*, *Petinomys*, et *Pteromyscus*.

DISCUSSION

Sprent. — What is the food of the Oxyuridae ?

Hugot. — Je ne sais pas. La biologie de ces parasites est encore très mal connue.

Sprent. — Do any species occur in Carnivorous animals ?

Hugot. — Non. Les quelques cas rapportés peuvent tous être considérés comme accidentels : le carnivore avait avalé l'hôte et son oxyure.

Sprent. — Do any species occur in Hyracoidea ?

Hugot. — Oui. Le spectre d'hôte des Oxyures de Mammifères est limité à certains groupes. Ces parasites ont principalement réussi chez les Rongeurs, les Primates et les Lagomorphes ; on trouve également des formes assez variées, et dont l'étude complète n'a pas encore été faite chez certains Marsupiaux australiens. En dehors de ces animaux qui hébergent la quasi-totalité des espèces connues, on connaît : une espèce chez les Équidés, une espèce chez les Rhinocéros africains, une espèce chez le Mouton domestique, une autre chez le Renne, un petit groupe d'espèces chez les Dermoptères, et enfin une dernière espèce semble commune à tous les Hyracoidea. Dans ce spectre d'hôtes très particulier, existent des hiatus curieux au sein même de groupes privilégiés comme ceux des Primates et des Rongeurs. Par

Source : MNHN, Paris

exemple, il semble que les Lorisinés éthiopiens n'aient pas d'oxyures, alors que leurs cousins orientaux sont fréquemment parasités ; chez les Rongeurs, on ne connaît aucun oxyure chez les formes fouisseuses (Geomyidés, Myospalacinés, Spalacidés, Bathyergidés, à une exception près), non plus que chez les Gliroïdés (qui n'ont pas de caecum, il est vrai), ni chez les Dipodoïdés, non plus que chez le castor ou le rat de Gambie (*Cricetomys*). Doit-on chercher l'explication de cette répartition des oxyures de mammifères dans le comportement ou l'écologie de leurs hôtes ? Les oxyures ont, en effet, un cycle monoxène, court, et l'autoinfestation (caecotrophie) semble essentielle dans beaucoup de cas.

MAILLARD. — Il n'existe pas d'écureuils à Madagascar ; comment expliquez-vous alors la présence d'un oxyure de Lémuriens (*Lemuricola*) chez les écureuils d'Amérique du Nord et d'Europe ?

HUGOT. — Je ne l'explique pas et j'espérais que les vertébrologistes auraient une idée sur la question. Des « Lémuriens » ont vécu dans ces régions au début de l'Éocène, mais ils en ont disparu bien avant l'apparition des premiers écureuils, il faudrait donc imaginer qu'un hôte aujourd'hui disparu ait pu prendre le relais. D'autre part, les Lorisinés éthiopiens ne peuvent malheureusement nous fournir de données supplémentaires puisque, malgré de nombreuses recherches, aucun oxyure n'a jamais été découvert chez eux. Enfin, en ce qui concerne la présence, de part et d'autre de l'Atlantique, de la même espèce du genre *Lemuricola* chez les écureuils du genre *Sciurus*, on ne peut totalement exclure que ce parasite ait été introduit en Europe par *S. carolinensis*, écureuil d'origine néarctique implanté dans les îles britanniques au début du siècle et qui s'y est rapidement multiplié ; toutefois, cet écureuil n'a jamais été acclimaté sur le continent, alors que *S. vulgaris* y est régulièrement parasité par *Lemuricola sciuri*, qui a été signalé en Tchécoslovaquie, en Suisse et en France.

HOFFSTETTER. — La distribution du genre *Lemuricola* chez les Primates appelle quelques remarques. En premier lieu, ce ne sont pas à proprement parler des « Lémuriens » qui ont vécu en Europe et en Amérique du Nord à l'Éocène, mais des Adapiformes. Ils y apparaissent à la base de l'Éocène comme des *immigrants*, dont l'origine peut être recherchée en Asie (quelques représentants éocènes mal connus et discutés ; deux genres, *Indaloris* et *Sivaladapis* du Miocène supérieur, attribués au même groupe par Gingerich et Sahni, 1979), mais plutôt en Afrique (où ont dû vivre, nécessairement, les ancêtres des Lémuriformes malgaches). Par ailleurs, il est curieux que les seuls Primates actuels attaqués par *Lemuricola* soient des Lémurinés malgaches et des Lorisinés orientaux. Cette distribution disjointe ne peut guère s'expliquer que par l'extinction de parasites du même genre qui auraient vécu sur des hôtes africains au début du Tertiaire !

DENYS. — A-t-on rencontré le genre *Hilgertia* qui parasite le *Ctenodactylus* chez d'autres Rongeurs ?

HUGOT. — Le genre *Hilgertia* ne comprend pour le moment qu'une seule espèce, qui a toujours été décrite chez le Gundi (*Ctenodactylus gundi*). Cette espèce a été signalée une fois chez un *Heterocephalus glaber* (Bathyergidé) en Éthiopie, mais uniquement par des femelles (or, chez les Oxyuridés, il est pratiquement impossible de reconnaître une espèce sans avoir examiné les mâles). On peut, dans ce dernier cas, envisager soit :

— une capture dans le sens Ctenodactylidés — Bathyergidés, mais le Gundi n'existe pas en Éthiopie ;

— l'existence chez les Bathyergidés de parasites encore inconnus et voisins de ceux des Ctenodactylidés, et il serait alors du plus haut intérêt de pouvoir les étudier.

HOFFSTETTER. — Les Ctenodactylidae, actuellement cantonnés en Afrique du Nord, ont leur origine en Asie (fossiles oligocènes en Asie orientale) ; ils ont pénétré en Afrique au Miocène et se sont éteints ailleurs. On peut se demander si ces Rongeurs sont arrivés en Afrique déjà porteurs du parasite *Hilgertia* (ou d'une forme ancestrale), ou s'ils ont été infestés par des Syphaciinés antérieurement présent en Afrique ou d'autres hôtes.

HUGOT. — On ne peut actuellement trancher. Le fait que les autres genres de la sous-famille aient, semble-t-il, évolué d'abord dans la région paléarctique, en particulier les parasites de Xerini, semble appuyer la première hypothèse ; par contre, on trouve en Afrique, chez des Rongeurs anciens et autochtones, comme les Anomalurinés et les Petromuridés, des oxyures qui ont de nombreux caractères rappelant ceux des Syphaciinés, ce qui serait un argument en faveur de la seconde hypothèse.

DENYS. — Existe-t-il des Oxyuridés chez les Pedetoïdea, groupe endémique d'Afrique, apparu au Miocène, et dont les relations systématiques sont mal connues ?

HUGOT. — Oui. On a signalé une fois chez un *Pedetes* des oxyures appartenant au genre *Evaginuris*, qui est rencontré normalement chez les Hystricidés et chez certains Caviomorphes. Mais les oxyures le plus souvent rencontrés chez cet hôte sont typiques de Léporidés.

Source : MNHN, Paris

Fain. — Le Pedetes est parasité par le genre *Zumptiella*, qui est le genre le plus primitif dans la famille Halarachnidae. Cette espèce vit dans les voies respiratoires supérieures. Le genre est aussi représenté par une 2e espèce chez un *Cynictis* (Carnivore), qui est probablement le prédateur du 1er. Ce même genre existe chez 2 espèces de Sciuridae, l'une en Amérique du Nord, l'autre en Asie.

Hoffstetter. — La note de J. C. Quentin a fait connaître le genre *Evaginuris*, observé seulement chez des Hystricidés du Vieux Monde et sur quelques Caviomorphes américains (*Erethizon*, *Coendou*, *Dinomys*). Cette observation appuie solidement la légitimité du regroupement des Rongeurs Hystricognathes (et donc l'origine africaine des Caviomorphes). L'argument serait encore plus fort si le même parasite était découvert chez des Thryonomides et/ou des Bathyergidés, car l'attribution des Hystricidés (dont l'histoire est mal connue) aux Phiomorphes n'est pas admise par tous les spécialistes. Par ailleurs, J. P. Hugot nous annonce la découverte, chez divers Caviomorphes (dont *Hydrochoerus*), d'Oxyuridés apparentés à *Evaginuris*, mais dérivés d'un tronc plus primitif. Cela pose d'autres problèmes et l'on ne peut que souhaiter la publication prochaine des observations correspondantes.

Hugot. — Rien n'a pour le moment été décrit chez *Thryonomys*. En ce qui concerne les Caviomorphes, de nouveaux éléments sont en effet apparus depuis la communication de J. C. Quentin concernant le genre *Evaginuris*. On rencontre en Amérique du Sud, chez des Caviomorphes autres que les Erethizontidés et Dinomyidés des oxyures parents des *Evaginuris* et qui pourraient dériver directement du stock néotropical de ce genre. Il s'agit du genre *Octodonthoxys*, parasite d'*Octodon degus*, et du genre *Helminthoxys*, qui a été décrit chez *Lagidium*, *Capromys*, *Caviella*, *Dasyprocto* et *Cercomys*. Quelques arguments morphologiques semblent indiquer que le genre *Helminthoxys* serait le plus évolué. La filiation se serait donc faite dans le sens *Evaginuris* → *Octodonthoxys* → *Helminthoxys*. D'autre part, un autre genre, *Protozoophoga*, présente, par rapport à ces trois genres, des caractères si archaïques que l'on doit le faire dériver du tronc commun aux *Evaginuris* africains et néotropicaux avant leur séparation. L'origine de ce parasite serait donc gondwanienne. La seule espèce actuellement connue dans le genre *Protozoophoga* parasite *Hydrochoerus* au Venezuela.

Beveridge. — Pensez-vous que les oxyures de Marsupiaux australiens soient apparentés à ceux d'autres mammifères ?

Hugot. — Je n'ai jamais encore examiné de tels oxyures. Toutefois, les Marsupiaux sud-américains, qui sont carnivores, et les Marsupiaux australiens carnivores n'ont pas d'oxyures. Il paraît donc peu probable que les Marsupiaux herbivores australiens aient hérité leurs oxyures d'ancêtres gondwaniens. Si l'origine de ces parasites est australienne, il ne peut s'agir que d'oxyures dérivés de ceux des reptiles locaux, ou de ceux des Muridés australiens endémiques.

Source : MNHN, Paris

THE INFECTIVITY OF *STRONGYLOIDES* SPP. FOR SEVERAL RODENT HOSTS

BY

G. WERTHEIM

The genus *Strongyloides* Grassi, 1879 (Nematoda-Strongyloididae) includes about 60 species parasitizing mostly mammals. Four species were found in amphibians, seven in reptiles, six in birds, and none in fish (Yamaguti, 1961 ; Helminthological Abstracts, St. Albans, U.K., 1961-1981). Information on host specificity of *Strongyloides* is fragmentary and doubtful. It seems to vary from species restricted to one host, as in the case of *S. venezuelensis* Brumpt, 1934 from *Rattus norvegicus*, to species with a specificity on the suhorder or family level, such as *S. fülleborni* (von Linstow, 1905) occurring in several species of old world primates and in man (Premvati, 1959 ; Little, 1966 ; Pampiglione and Ricciardi, 1972) or *S. papillosus* (Wedle, 1856) found in sheep and goats. This unsatisfactory state of our knowledge on the host-range of *Strongyloides* may he ascribed to the tendency of early workers to describe a new species each time a parasite was found in a new host. Such a procedure seemed the most appropriate in view of difficulties encountered in finding distinctive features for species differentiation due to the small size of the worms and the absence of males in the parasitic generation. Testing the infectivity of the parasites for various alien [1] hosts represents an other approach in the attempt to solve the problem of species differentiation. In no other group of nematodes was so much effort invested along this line as in investigations concerning *Strongyloides*.

In the current presentation, data from infections with several *Strongyloides* species in natural and alien hosts are compared while trying to analyze the mechanisms determining host specificity.

S. RATTI AND *S. VENEZUELENSIS* IN THE NATURAL HOST

The hehavior of *Strongyloides* in a natural host was studied in two species : *S. ratti* Sandground, 1925 and *S. venezuelensis* Brumpt, 1934. *S. ratti* is a common parasite of wild rats (*Rattus norvegicus*) in Europe, North- and South America and South-West Asia (Sandground, 1925 ; Brener and Chaia, 1960 ; Little, 1961 ; Wertheim, 1963).

Only in France were infections with *S. ratti* found in *Apodemus sylvaticus*, *Microtus arvalis* and *Clethrionomys glareolus* as well as in *R. norvegicus* (Roman, 1956). *S. venezuelensis*, described in " surmulots " in Venezuela (Brumpt, 1934), was subsequently found in concomitant infections with *S. ratti* in *Rattus norvegicus* (Little, 1961 ; Wertheim, 1963 ; Araujo, 1967).

Experimental single species and mixed infections in outbred laboratory rats, carried out in this laboratory, showed considerable differences hetween these two species in their hehavior in the host.

1. Salt (1963) used the term „ alien host „ for a strange or unusual host *Alien* = differinig in nature and character typically to the point of incompatibility (Webster New Collegiate Dictionary 1973).

Source : MNHN, Paris

Larvae of both species invaded the intact host skin within 10-20 min without using the hair follicle as way of entry, and many remained in the skin for 20-24 hrs. *S. ratti* larvae arrived in the lungs a few at the time, whereas those of *S. venezuelensis* migrated more synchronously, and at 50-56 hrs post infection (p.i.) more than a thousand could be found in the minced lung preparations. The overall minimum migration time from entry into the skin to the second parasitic moult in the intestinal wall lasted 100 hrs in *S. venezuelensis* and 74 hrs in *S. ratti*. A most striking feature is the difference in localization of the adult worms and their egg-strands ; *S. ratti* larvae settle in the Lieberkühn crypts where they mature and lay eggs in convoluted tubes while proceeding in the mucosa in a semi-circle, whereas the larvae of *S. venezuelensis* mature in the villi, close to the surface of the mucosa, laying their eggs in straight tubes. Thus, although living together in a restricted space (the anterior part of the ileum), each species occupies a different and individual ecological niche according to its physiological requirements (Wertheim and Lengy, 1965 ; Wertheim, 1970a, b).

The migratory route, longevity and recovery rates were studied only *S. ratti*. Independent of the route of entry — percutaneous through dorsal, abdominal or foot-pad skin or by subcutaneous injection — the larvae dispersed in every direction in the connective tissue and muscles. Some even invaded the intestine and were excreted. Larvae, injected subcutaneously into the lower abdominal quadrant, penetrated the skin from the dermal side, while others were found in the intercostal connective tissue and muscles. No larvae were found for the first 24 hrs p.i. in the lymph of rats, collected through a drainage tube. (These rats had several hundred adult worms in the intestine when examined seven days p.i.). Larvae immobilized in the muscles survived for 24-26 hrs, whereafter they died and disintegrated into fragments. Living larvae were observed in the lungs and heart as late as five days p.i. No pathological changes were seen in the lungs.

The recovery rate of adult worms differed with the age of the exposed rat and the size of the inoculum. In infections with 1,000 larvae, recovery reached a maximum of 70 %, the average being 53 %-55 %. Since the worms continued to arrive in the intestine for several days, their numbers were highest 8-10 days p.i. ; immune expulsion occurred between days 19 and 21 p.i., but oviposition decreased considerably by days 14-15 p.i. (Olson and Schiller, 1978 ; Wertheim, unpublished data). Thirty to 35 days p.i., the rats were completely free from infection. Survival of the worms was longer with smaller inocula.

Because of the immune response, the longivety of *S. ratti* adult worms was difficult to determine. In infections with small numbers of larvae, the worms survived for 60-70 days (Wertheim and Silberman, unpublished data), whilst in rats infected with one single larva, infection persisted for over 100 days (Graham, 1936). In rats infected hy bathing in water containing larvae, worms were recovered as long as eight months p.i. (Roman, 1956).

STRONGYLOIDES IN ALIEN HOSTS

Using the data obtained on the course of infection in the natural host as a baseline, the behavior of *S. ratti* in two alien hosts — the laboratory mouse and the spiny mouse, *Acomys cahirinus* — was analyzed. Another parasite-alien host relationship studied was the association *S. fulleborni* — rat, even though information on the course of infection of this parasite in its natural hosts is rather scarce.

S. RATTI IN THE MOUSE

Infection of the mouse with *S. ratti* is of short duration, the percentage of recovery of adult worms is low (0.5 % to 6.0 % as compared to an average of over 50 % in the rat), and few offspring

Source : MNHN, Paris

is produced (Brackett and Bliznick, 1949 ; Roman, 1956 ; Dawkins, Grove, Dunsmore and Mitchell, 1980).

Further investigations (Wertheim and Silberman, unpublished data) showed that the larvae enter the mouse skin easily, but soon die (5-8 hrs p.i.) upon reaching the border between the papillary and reticular dermis where they become surrounded by inflammatory cells. The larvae that succeeded in passing the skin barrier were immobilized in the muscles and died 24-26 hrs p.i. Apparently, only a small number of larvae escaped these two barriers, arrived in the lungs, and completed the entire route of migration, finally reaching the intestine. No pathological changes were caused by the larvae in the lungs. The worm burden was at its maximum at days 4-5 p.i., after which time recovery decreased, and by day 10-12 p.i. the infection was terminated. The worms that developed in the mouse were smaller and laid fewer eggs than those in the rat.

S. RATTI IN *ACOMYS CAHIRINUS*

The larvae of *S. ratti* entered the skin of *Acomys* without eliciting any pathological response. They arrived in the lungs and were retained there. Forty-eight hours after exposure, the lungs appeared collapsed and were covered with haemorrhagic spots. Histologically, parts of the lungs presented a picture of a " hepatic lung ", with congested alveoli and sections of larvae surrounded by densely packed inflammatory cells. This strong and fast reaction in the lungs formed a barrier that could only be overcome by using extremely large numbers of larvae for infection (at least 15,000). The few larvae that were not trapped in the lungs settled in the intestine, grew to normal size and laid fertile eggs (Wertheim and Goldschmidt, 1970).

S. FULLEBORNI IN THE RAT

Following percutaneous infection, the larvae passed through the skin without causing any inflammatory reaction, and entered the muscles in which they moved freely. Some of the larvae even reached the peritoneal cavity. Larvae arriving in the lungs were arrested in the alveoli and died there within 7-8 days p.i. The pathological process in the lungs consisted of interstitial pneumonia and granuloma formation around dead larvae. In the intestine, no larvae were found. Living larvae recovered from the lung on days 5-6 p.i. and surgically implanted in the small intestine, failed to settle in the mucosa (Wertheim and Little, unpublished data).

Considering that (a) skin penetration by *S. ratti* larvae does not involve proteolysis since they are able to enter blocks of agar (Wertheim and Israeli, unpublished data) ; (b) collagenase activity could not be demonstrated in these larvae (Wertheim, Lustigman, Silberman and Shushan, manuscript submitted) ; (c) extracts of mouse skin and *Acomys* lungs — the tissues and organs in which the larvae are trapped — do not have a lethal effect on the larvae ; (d) larvae of *Nippostrongylus brasiliensis* injected into the peritoneum are immobilized there, and are destroyed by an autolytic process (Wertheim and Hamada, 1980), it may be postulated that the following mechanisms are responsible for the insusceptibility of the alien hosts. Larvae are immobilized in the skin of the mouse and in the muscles of the rat and mouse because of some mechanical obstruction during their passage. The inflammatory cells attack only following immobilization and subsequent disintegration of the larvae. The partial incompatibility of the intestinal mucosa of the mouse to *S. ratti* and the total refractoriness of the rat intestine to settlement of *S. fulleborni* may be determined by the length of intestinal villi or of the Lieberkühn crypts and/or differences in the chemistry of the intestinal wall.

Source : MNHN, Paris

REFERENCES

Araujo, P. (1967). — Distribuçao de helmintos no intestino delgado de *Rattus norvegicus* naturalmente infestados. II. *Strongyloides ratti* Sandground, 1925 e *S. venezuelensis* Brumpt, 1934. *Revista da Faculdada de Farmacia e Bioquimica da Universidade de São Paulo, Brazil 5* : 179-190.

Brackett, S. and Blizinck, A. (1949). — An attempt to adapt *Strongyloides ratti* to the mouse. *J. Parasitol. 36* : 41-44.

Brener, Z. and Chaia, G. (1960). — Isolamento a manutanção do *Strongyloides ratti* (Sandground, 1925) em condições de laboratório. *Rev. Brasil. Biol. 20* : 447-451.

Brumpt, E. (1947). — Précis de Parasitologie. Vol. 1, 6th ed. Masson et C^ie^, Paris, p. 1042.

Dawkins, H. J. S., Grove, D. I., Dunsmore, J. D. and Mitchell, G. F. (1980). — *Strongyloides ratti* : Susceptibility to infection and resistance to reinfection in inbred strains of mice as assessed by excretion of larvae. *J. Parasitol. 10* : 125-129.

Graham, G. L. (1936). — Studies on *Strongyloides*. I. *S. ratti* in parasitic series, each generation in the rat established with a single homogonic larva. *Am. J. Hyg. 24* : 71-87.

Little, M. D. (1961). — Concurrent infections of *Strongyloides venezuelensis* and *S. ratti* in wild rats in New Orleans. *J. Parasitol. 47* : 17. Program and Abstract of 36th Annual Meeting of the American Society of Parasitologists, Lafayette. Indiana, August 1961.

Little, M. D. (1966). — Comparative morphology of six species of *Strongyloides* (Nematoda) and redefinition of the genus. *J. Parasitol. 52* : 69-84.

Olson, C. E. and Schiller, E. L. (1978). — *Strongyloides ratti* infections in rats. I. Immunopathology. *Am. J. Trop. Med. Hyg. 27* : 521-526.

Pampiglione, S. and Ricciardi, M. L. (1972). — Experimental infestation with human strain *Strongyloides fülleborni* in man. *The Lancet*, March 25 : 663-665.

Premvati (1958). — Studies on *Strongyloides* of primates. I. *Strongyloides fülleborni* von Linstow, 1905. *Can. J. Zool. 36* : 65-77.

Roman, E. (1956). — Spécificité parasitaire de *Strongyloides ratti* du surmulot. *Ann. Parasitol. 31* : 552-571.

Salt, G. (1963). — The defence reactions of insects to metazoan parasites. *Parasitology, 53* : 527.

Sandground, J. H. (1925). — Speciation and specificity in the nematode genus *Strongyloides*. *J. Parasitol. 12* : 59-81.

Wertheim, G. (1963). — Helminth parasites of the rat *Rattus norvegicus* from Haifa and Tel Aviv. *Bull. Res. Council of Israel, 10E* : 125-129.

Wertheim, G. (1970a). — Growth and development of *Strongyloides venezuelensis* Brumpt, 1934 in the albino rat. *Parasitology, 61* : 381-388.

Wetrheim, G. (1970b). — Experimental concurrent infections with *Strongyloides ratti* and *S. venezuelensis* in laboratory rats. *Parasitology, 61* : 389-395.

Wertheim, G. and Goldschmidt, E. (1970). — The reaction of *Acomys cahirinus*, an unsusceptible host, to infection with *Strongyloides ratti*. *J. Parasitol. 56* : 366-367. Second International Congress of Parasitology, Washington, 1970, Résumé No. 674.

Wertheim, G. and Hamada, G. (1980). — *Nippostrongylus brasiliensis* : quantitative and qualitative aspects of larval destruction in the peritoneum of the rat. *Israel J. Med. Sci. 16* : 560-561.

Wertheim, G. and Lengy, J. (1965). — Growth and development of *Strongyloides ratti* Sandground, 1925, in the Albino rat. *J. Parasitol. 51* : 636-639.

Yamaguti, S. (1961). — Systema Helminthum. Vol. 3. The nematodes of vertebrates. Interscience Puhlishers New York, London.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

Kim. — Could you offer any hypothesis concerning the mechanism for non-host reaction to penetration of *Strongyloides* ?

Wertheim. — No.

Schad. — Dr. Wertheim's work on niche diversification in *Strongyloides* is very interesting. Recent work in Japan and in the U.S.A. by Darwin Murrell has shown that *S. ratti* migrates via the head, rather than via the lungs. This appears to increase the difference between the two species (*i.e. S. ratti* and *S. venezuelensis*).

Wertheim. — The difference may depend of the strain. What strain was used ?

Schad. — In the U.S.A. most work is done with a strain isolated by Prof. Katz at Seton Hall University.

Wertheim. — We also use Katz's strain and have given it to Wilson in Scotland, but in his hands there is no heterogenic cycle.

Schad. — This new information about *S. ratti* migration is important. Much of the work which has been done will have to be repeated.

Wertheim. — We will examine the head again to determine whether our strain migrates in this way.

DISCUSSIONS ET NOTES SUR LES « GLIRES »

Baker, J. — Pr. Garnham raised the question of why Plasmodium is found only in african Murids. If I understand you correctly, the Murids arrived relatively recently in Africa.

Lavocat. — Pas avant la fin du Miocène, exactement à la même époque qu'en Europe : le même genre est arrivé en même temps en Afrique du Nord et en Europe.

Baker J. — They went there very late. It is therefore likely that Plasmodium infected this Murids recently, after they invaded Africa. If this is a recently acquired parasite of Murids, this explains why it is not found elsewhere.

Garnham. — I think consideration of this problem must include the evolution of the Mosquito vectors and the ability of mosquito vectors to transmit the disease at different temperatures, and therefore, the question of the glaciation which would have occurred perhaps down to North Africa and certainly throughout most of Europe north of the Mediterranean. Transmission could have been completely interrupted because of the low temperature. This factor must be considered in any explanation of why certain genera of parasites are presently geographically restricted.

Chabaud. — Les Plasmodium n'infectent pas les Muridés, ni en Afrique, ni ailleurs. Ils infectent le seul genre arboricole *Thamnomys*. Il s'agit donc d'un phénomène ponctuel de capture et non de l'infection des Muridés.

Sprent. — I would to ask to M. Lavocat at the time when *Hydromys* and *Uromys* migrated to Australia, how far in the other parts of the world had the Muridae disseminated ?

Lavocat. — Ils se trouvaient probablement dans toutes les régions néarctique, paléarctique, et en Afrique. *Hydromys* a dû arriver en Australie au Pliocène, avant les autres Muridae d'Australie, et il est intéressant de noter que, pour beaucoup de spécialistes, ces Rongeurs sont plus primitifs que les autres Muridae australiens ; il y aurait eu 2 migrations successives, mais pas très éloignées dans le temps, car le Pliocène correspond à une courte période.

Hoffstetter. — Il commence il y a 5 à 6 millions d'années.

Petter F. — M. Beveridge a donné 15 millions d'années pour l'arrivée d'*Uromys* en Australie.

Lavocat. — Je ne crois pas cela possible. Il y a quinze millions d'années, l'Australie n'était pas où elle est actuellement, et 15 millions d'années correspondent au Miocène moyen ; il faudrait alors admettre que les *Uromys* sont les Muridae les plus anciens connus.

Source : MNHN, Paris

Fain. — Tous les genres de Muridae australiens sont parasités par un genre bien endémique pour eux ; c'est donc relativement récent au point de vue parasitologique.

Je voudrais savoir l'origine du genre *Rattus*, son ancêtre direct et sa date d'apparition.

Lavocat. — Il est asiatique, mais son ancêtre direct est inconnu.

Petter F. — Des fossiles du genre *Rattus* ont été trouvés par Jacobs au Miocène du Pakistan.

Lavocat. — Ce ne sont peut-être pas de vrais *Rattus* ; mettons qu'ils datent du Miocène supérieur, c'est-à-dire il y a 7 millions d'années.

Ludwig. — There are two problems concerning the Anopleura of Australian Murids :

1) Why is *Polyplax* absent on the endemic Muridae in Australia ?

2) The second question concerns *Hoplopleura*, a genus which is distributed world-wide on many rodents. The *Hoplopleura* on endemic australian Murids belong to several different evolutionary lines. It would seem that they are the result of several different immigration waves.

Lavocat. — Cela signifie peut-être qu'à l'époque de l'invasion, les différents stades d'*Hoplopleura* existaient déjà et sont venus d'Asie.

Fain. — Quelle est à Madagascar l'ancienneté des Primates, d'une part, et des Rongeurs, d'autre part ? Y a-t-il une grande différence chronologique entre les deux ?

Lavocat. — Les Rongeurs ne sont pas arrivés avant le Miocène inférieur.

Hoffstetter. — Pour les Lémuriens, on admet généralement l'éocène.

I. — ÉVOLUTION HÔTE-PARASITE CHEZ LES LISTROPHORIDAE (ASTIGMATES) PARASITES PILICOLES PRINCIPALEMENT DES RONGEURS

PAR

A. Fain

La famille Listrophoridae est formée d'espèces qui s'attachent aux poils chez divers ordres de Mammifères, principalement les Rongeurs. Ce sont des parasites permanents et très spécifiques. Cette famille comprend environ 120 espèces réparties dans 20 genres. Elle est représentée en Europe, en Asie, en Amérique (nord et sud) et en Afrique. Elle est complètement absente en Australie, en Nouvelle-Guinée et à Madagascar, excepté cependant une espèce, *Leporacarus gibbus*, parasite du lapin en Europe et introduite en Australie avec son hôte.

Les Rongeurs hébergent 90 espèces groupées dans une dizaine de genres, les Insectivores 11 espèces pour 4 genres, les Lagomorphes 4 espèces pour 2 genres, les Carnivores 10 espèces pour 4 genres, les Lorisidae 1 espèce et 1 genre, les Caenolestidae (Marsupiaux) 1 espèce et 1 genre.

Le meilleur critère de l'ancienneté dans cette famille n'est pas le degré de réduction de la patte I comme chez les Myobiidae, mais celui des écussons dorsaux ; principalement l'écusson postscapulaire. Chez les genres primitifs, les écussons sont plus développés que chez les genres évolués.

Nous donnons ici une liste des principaux genres et de leurs hôtes.

Genres exclusivement ou principalement parasites de Rongeurs

1) Dans le genre *Afrolistrophorus* Fain l'écusson postscapulaire est très grand et prend toute la largeur du corps. C'est un genre primitif. Ce genre compte 12 espèces chez les Rongeurs afrotropicaux, 8 espèces chez des Rongeurs de la Région Orientale, 1 espèce chez un Rongeur en Europe, 1 espèce chez *Mus musculus*, 1 espèce chez un Rongeur (*Euneomys*) de Patagonie et 1 espèce chez le Marsupial *Lestoros inca* (Caenolestidae) du Pérou. Ces 2 dernières espèces font partie d'un sous-genre séparé.

Source : MNHN, Paris

2) Le genre *Geomylichus* Fain présente le même degré d'évolution que *Afrolistrophorus*, mais il montre des caractères de spécialisation. Il comprend 13 espèces, toutes confinées dans le Nouveau Monde. Parmi celles-ci, 8 vivent sur des Geomyoidea (5 chez les Heteromyidae et 3 sur des Geomyidae), 4 sur des Cricetidae, Hesperomyinae et 1 espèce sur un lapin mais il s'agissait peut-être d'une infestation accidentelle. Les 2 espèces les plus primitives vivent l'une sur un Geomyidae, la seconde sur un Heteromyidae.

3) Le genre *Prolistrophorus* Fain est distinctement plus évolué que les 2 précédents. L'écusson postscapulaire présente en effet une large zone médiane érodée où la sclérification a disparu. Ce genre est représenté par 3 espèces chez les Cricetidae en Amérique du Nord et par 9 espèces vivant sur des Cricetidae ou des Echimyidae sud-américains.

4) Le genre *Listrophorus* Pagenstecher a l'écusson postscapulaire encore plus régressé et toute la partie médiane de l'écusson a disparu ; il ne reste plus du grand écusson postscapulaire que 2 écussons dorso-latéraux séparés sur la ligne médiane. C'est le stade qui suit immédiatement le genre *Prolistrophorus* au plan de la régression. Ce genre est représenté en Amérique du Nord par 13 espèces dont 6 vivent sur *Ondatra zibethica* (Microtidae), 6 sur divers autres Microtidae et 1 sur un Cricetidae. En Europe, on retrouve sur le Rat musqué 4 des 6 espèces décrites sur cet hôte d'Amérique du Nord, plus 5 espèces vivant sur des Microtidae. Ce genre est inconnu en Afrique afrotropicale, à Madagascar et en Asie tropicale.

En dehors de ces 4 genres, on rencontre encore chez les Rongeurs 8 autres genres vivant sur les Sciuridae, les Spalacidae, etc...

Genres vivant principalement ou exclusivement sur les Insectivores

On rencontre chez les Insectivores 11 espèces groupées dans 4 genres :

1) Le genre *Asiochirus* Fain présente approximativement le même degré d'évolution que le genre *Afrolistrophorus*. Il est représenté par 3 espèces asiatiques endémiques chacune sur un genre de Soricidae (*Suncus*, *Chimarrogale* et *Crocidura*).

2) Le genre *Olistrophorus* McDaniel et Whitaker est très proche de *Asiochirus* ; 3 espèces sont endémiques sur des Soricidae du Nouveau Monde (*Cryptotis* et *Blarina*) et 1 espèce vit sur un Rongeur oriental.

3) Le genre *Dubininetta* Fain et Lukoschus compte 3 espèces endémiques sur des Talpidae (*Talpa* et *Desmana*).

4) Le genre monotypique *Echinosorella* Fain et Lukoschus est parasite des *Echinosorex* (Erinaceidae).

Genres vivant sur les Lagomorphes

Le genre *Leporacarus* comprend 3 espèces vivant sur des lièvres et des lapins en Afrique et en Europe.

Genres vivant principalement ou exclusivement chez des Carnivores

Chez les Carnivores, les Listrophoridae sont représentés par 4 genres et 10 espèces. Certains de ces genres sont également représentés chez d'autres ordres de Mammifères.

1) L'unique espèce du genre *Hemigalichus* Fain vit sur *Hemigalus* (Viverridae). C'est un genre ressemblant à *Lynxacarus* mais plus primitif. Il présente un écusson postscapulaire très développé.

2) Dans le genre *Lynxacarus* Radford, l'écusson postscapulaire est bien développé sur la ligne

Source : MNHN, Paris

médiane et il ressemble à celui de *Afrolistrophorus*, mais il est cependant nettement plus court. Ce genre compte 9 espèces dont 5 vivent sur des Carnivores, 1 sur un Rongeur et 3 sur des *Tupaia*.

Parmi les espèces qui vivent sur des Carnivores, 2 sont endémiques sur des Mustelidae nord ou sud-américains, 1 vit sur des Mustelidae en Europe et en Amérique du Nord, 1 est endémique sur le Lynx nord-américain et 1 sur le Chat domestique.

3) Un deuxième genre monotypique, *Lutracarus* Fain et Yunker, vit sur *Lutra canadensis* en U.S.A. Degré d'évolution des écussons comme *Lynxacarus* mais, chez le mâle, les ventouses adanales ont disparu et l'arc chitineux perigénital est fort régressé, ce qui indique un état plus évolué que *Lynxacarus*.

4) Genre *Carnilistrophorus* Fain. Dans ce genre, l'écusson postscapulaire a complètement disparu. C'est le genre le plus évolué de la famille. On en connaît 4 espèces dont 3 sont endémiques chacune pour un genre de Carnivores afrotropicaux (*Genettus*, *Myonax* et *Poecilogale*), 1 sur un Macroscelididae (*Rhynchocyon*) et 1 sur un *Myospalax* de Chine.

II. — QUESTIONS LAVOCAT SUR LES TRICHOSTRONGYLOÏDES — — RÉPONSES DURETTE-DESSET

Question. — Les Porcs-Épics américains : *Coendu*, *Erethizon*, semblent plus primitifs que les autres caviomorphes et proviennent peut-être d'une première migration plus ancienne.

Réponse. — Le *Coendu* et l'*Erethizon* sont parasités uniquement par les Pudicinae (originaires d'Afrique) et non les Viannaïidae (à l'origine parasites de Marsupiaux sud-américains). Ils sont parasités par le genre le plus primitif de la sous-famille : *Heligmostrongylus*, mais ce genre se retrouve aussi chez des Échimyidés.

Question. — Les Bathyergidés sont maintenant supposés être dérivés très précocement de la souche Phiomorphe (plus tôt que les ancêtres du *Thryonomys*).

Réponse. — Deux Trichostrongyloïdes sont actuellement décrits chez le *Bathyergus* : le genre *Ortleppstrongylus*, qui est, en fait, une capture de parasites de Ruminants, et le genre *Paralibyostrongylus*, très primitif, que l'on retrouve chez le *Thryonomys*, le Daman, les Lagomorphes africains et le Gorille.

Source : MNHN, Paris

LA SPÉCIFICITÉ DES SCHISTOSOMES

PAR

Claude COMBES

INTRODUCTION

Les études sur la spécificité des Trématodes ont montré depuis longtemps que cette spécificité n'est pas une caractéristique de l'espèce de parasite, mais de tel ou tel stade de son cycle. Généralement, la spécificité est *sténoxène*, voire *oioxène*, vis-à-vis des Mollusques, alors qu'elle tend à être *euryxène* vis-à-vis des hôtes situés plus haut dans le cycle (EUZET et COMBES, 1980).

Chez les Schistosomes, la comparaison se présente de façon très simple, puisque l'alternance Mollusque-Vertébré n'est altérée par aucun hôte intermédiaire supplémentaire. Il se trouve également que le contraste entre spécificité étroite au niveau Mollusque et spécificité large au niveau Vertébré se présente chez les Schistosomes sous un jour particulièrement net. Il est donc logique d'analyser la spécificité des Schistosomes sous un angle d'ensemble comparatif, plutôt que chez les seuls Vertébrés.

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA SPÉCIFICITÉ DES SCHISTOSOMES

Dans le cycle des Schistosomes, l'agent infestant, miracidium ou cercaire, pénètre activement chez le Mollusque ou chez le Vertébré, suivant le cas. Cependant le déclenchement du processus de pénétration n'implique pas que l'organisme choisi va être convenable pour le développement du parasite.

En se référant au schéma proposé par EUZET et COMBES (1980), on peut distinguer un *angle d'exigence de pénétration* (contenant les organismes chez lesquels miracidiums ou cercaires pénètrent) et un *angle d'exigence de développement* (contenant les hôtes chez lesquels le développement se poursuit normalement). Or, les miracidiums de Schistosomes pénètrent volontiers chez des Mollusques divers, chez lesquels leur développement s'arrête rapidement, et les cercaires font de même chez les Vertébrés. L'angle d'exigence de pénétration est donc dans les deux cas nettement plus ouvert que l'angle de développement.

Si miracidiums et cercaires opèrent un premier choix, ce sont donc des mécanismes intervenant *après* la pénétration qui sont responsables du spectre d'hôtes : une fois le parasite « dans la place », la spécificité va être affaire de compatibilité entre l'hôte et le parasite, comme entre un receveur et un greffon (fig. 1).

Dans le cas des Vertébrés, il est clair qu'un des obstacles à la compatibilité est d'ordre immunologique : si la cercaire ne se développe pas ou se développe mal, c'est en partie au moins parce qu'elle se heurte aux mécanismes de défense de l'hôte (en partie seulement car si des Rats blancs, par exemple, sont plus réceptifs à *Schistosoma mansoni* que des Rats témoins, le développement du parasite n'est cependant pas normal).

Source : MNHN, Paris

Dans le cas des Mollusques, on a montré qu'une pré-infestation par *S. mansoni* de *Biomphalaria glabrata* augmente considérablement la réceptivité de ce dernier à un Échinostome (Jourdane, 1980) : tout se passe comme si *S. mansoni* « débranchait » le système de défense de *B. glabrata*, ce dont profite ensuite l'Échinostome, séquence qui rappelle les mécanismes classiques d'immuno-suppression chez les Vertébrés.

Bien que les recherches soient encore très incomplètes dans ce domaine, il est clair que la *compatibilité immunologique* est *partiellement* responsable de la spécificité de développement, à la fois chez les Mollusques et chez les Vertébrés ; peut-être même est-elle parfois plus limitative que la *compatibilité métabolique* (dépendant de la qualité de la nourriture à la disposition du parasite).

Ajoutons que le support génétique de l'angle d'exigence de développement ne fait pas de doute ; par exemple, au Cameroun, les hybrides de *S. haematobium* (hôte-Mollusque local *Bulinus rohlfsi*) et de *S. intercalatum* (hôte-Mollusque local *Bulinus forskali*) se développent à la fois chez *B. rohlfsi* et *B. forskali* (Southgate *et al.*, 1976) ; cela montre qu'il y a codominance des gènes responsables et l'on est tenté de penser que les hybrides sont porteurs de deux molécules (ou groupes de molécules), celle qui supprime les défenses de *B. rohlfsi* et celle qui supprime les défenses de *B. forskali*.

II. — La spécificité vis-à-vis des Mollusques

Au niveau du Mollusque, l'angle d'exigence de développement est tellement étroit qu'il ne comprend le plus souvent qu'une seule ou un très petit nombre d'espèces de Mollusques voisines (fig. 1, M) ; mieux encore, il est sensible à des facteurs subspécifiques, qu'il s'agisse des races géographiques des Mollusques ou de celles des parasites.

Chez *Schistosoma mansoni* par exemple, l'angle d'exigence accepte 5 ou 6 espèces de *Biomphalaria* sur la trentaine que compte le genre, ce qui est déjà un angle très fermé. Mais au niveau de la race géographique, l'angle se ferme bien plus encore : une souche déterminée n'admet souvent qu'une espèce de Mollusque ou même que certaines souches de cette dernière.

Ce choix n'obéit d'ailleurs pas à la loi du tout ou rien : dans les expériences visant à infester les Mollusques par des miracidiums hétéropatriques, on peut observer tous les pourcentages d'acceptation entre 0 et 100 %. Tout se passe comme si l'angle d'exigence des individus variait légèrement à l'intérieur d'une population. Southgate (1979) écrit : « It is probable that most natural populations are heterogeneous consisting of individuals varying in infectivity and susceptibility », Loverde, (1979) : « To day we recognize that witbin one population of *Bulinus* or *Biomphalaria*, there are individual snails each showing various degrees of susceptibility, some being totally refractory », et Davis (1980) : « It is apparent that parasite strains and individuals of a parasite population differ in tbeir capacity to infect a given strain of snail ».

Si on sort du domaine des relations espèce-espèce pour se placer au niveau des relations groupe-groupe, on constate que les Schistosomes se développent tous chez des Gastéropodes et presque toujours chez des Pulmonés : seuls les *Austrobilharzia* et *Sinobilharzia* parasitent des Prosobranches marins, tandis que quelques *Schistosoma* (*S. japonicum*, *S. mekongi*) et *Gigantobilharzia* (*G. vittensis*) parasitent des Prosobranches d'eau douce.

III. — La spécificité vis-à-vis des Vertébrés

Au niveau du Vertébré, l'angle d'exigence de développement est beaucoup plus large, parfois même démesurément ouvert. Que ce soient les Schistosomes d'Oiseaux ou les Schistosomes de Mammifères, chacun est capable dans la plupart des cas de parasiter de nombreux animaux (fig. 1, V).

Par exemple, *Bilharziella polonica* a été signalé chez de très nombreux genres et espèces d'Ansériformes, Colymbiformes et Ardéiformes, tandis que *Schistosoma japonicum* parasite à peu près indifféremment Carnivores, Herbivores, Rongeurs et l'Homme. Les cas où le spectre d'hôtes est à coup sûr plus réduit sont rares (*S. haematobium*, *Bivitellobilharzia lozodontae*).

Source : MNHN, Paris

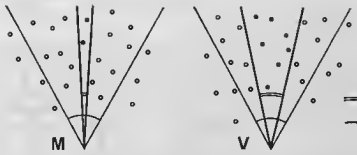


FIG. 1. — Schématisation de l'angle d'exigence des Schistosomes pour les Mollusques (M) et pour les Vertébrés (V).
ed = angle d'exigence de développement.
ep = angle d'exigence de pénétration.
L'angle de développement est en règle générale nettement plus ouvert vis-à-vis des Vertébrés que vis-à-vis des Mollusques.

Comme chez les Mollusques, le spectre d'hôtes est influencé par la race géographique ; l'exemple classique est celui de la race formosane de *S. japonicum* qui est seulement zoophile et n'infeste pas l'Homme.

Les nuances quant à la « qualité » des hôtes sont nombreuses ; on les exprime ici par la perfection du développement plutôt que par des statistiques d'infestation. Ainsi, le Hamster, la Souris blanche, l'Homme, divers Primates sont d'excellents hôtes pour *S. mansoni*, tandis que *Rattus rattus* est bon (croissance moins rapide, taille définitive moins grande, fécondité réduite) et *Rattus norvegicus* franchement mauvais (maturité à peine atteinte et mortalité très élevée) (JOURDANE et IMBERT-ESTABLET, 1980).

La qualité de l'hôte, bien que celui-ci soit réceptif, peut être appréciée par le parasite de façon encore plus subtile ; CAPRON *et al.* (1965) ont montré que *S. haematobium* accepte le Hamster comme hôte définitif, mais que les miracidiums cessent d'être infestants pour le Mollusque vecteur après plusieurs passages sur le Hamster. Le même problème est évoqué par COMBES et IMBERT-ESTABLET (1981) à propos de *S. mansoni* chez le Rat noir.

Pour ce qui est des relations groupe-groupe, les Schistosomes ont pratiquement conquis tous les ordres d'Oiseaux et de Mammifères (c'est-à-dire, notons-le, tous les Homéothermes) qui ont des contacts suffisants avec l'eau.

Chez les Oiseaux, des Schistosomes se trouvent chez les Colymbiformes, Procellariiformes, Pélécaniformes, Ardéiformes, Ansériformes, Lariformes, Charadriiformes, Ralliformes et même Passériformes ; seuls les Alciformes (Pingouins, Macareux) qui auraient pu logiquement être infestés, ne paraissent pas l'être.

Chez les Mammifères, des Schistosomes parasitent les Marsupiaux, Fissipèdes, Artiodactyles, Proboscidiens, Rongeurs, Primates ; ici aussi quelques groupes à mœurs aquatiques paraissent indemnes : Cétacés, Siréniens.

IV. — ÉVOLUTION DES SCHISTOSOMES

L'évolution d'un groupe de parasites est directement liée au problème de la spécificité. Plus la spécificité est étroite, plus le parasite ne retrouve un biotope convenable que dans les descendants de ses hôtes d'un moment donné ; il est alors *prisonnier* de la ou des lignées évolutives de ses hôtes, d'où l'évolution parallèle. Celle-ci n'est que l'expression écologique dans le temps d'un angle d'exigence étroit.

Pour les parasites hétéroxènes, il paraît évident qu'il ne peut pas y avoir, *à la fois*, évolution

Source : MNHN, Paris

parallèle avec l'une des catégories d'hôtes et avec l'autre ; pour qu'il en soit autrement, il faudrait, par syllogisme, que les deux catégories d'hôtes, ici les Mollusques et les Vertébrés, évoluent aussi parallèlement.

Il ne semble pas qu'on puisse imaginer une co-évolution entre Schistosomes et Vertébrés. Les Schistosomes ont à ce niveau, nous l'avons vu, une spécificité de pénétration très ouverte (on peut presque dire que tout homéotherme leur convient) ; ensuite, la spécificité de développement apparaît comme le fruit d'un hasard, peut-être la simple configuration moléculaire de récepteurs de surface capables d'adsorber des antigènes d'hôtes ou la production d'un immuno-suppresseur spécifique (faire intervenir le hasard a l'avantage de rendre compte des spectres d'hôtes incohérents, comme celui de *S. mansoni*, évoqué plus haut).

Faute de Vertébrés, une évolution parallèle s'est-elle réalisée avec les Mollusques ? Si la spécificité paraît également large, la spécificité de développement est ici très étroite et pourrait donc logiquement imposer une évolution parallèle.

Il semble bien en effet qu'on puisse corréler des groupes d'espèces de Schistosomes (établis sur des critères morphologiques) avec des espèces de Mollusques appartenant à des taxons déterminés.

Ainsi les *Schistosoma* africains peuvent être divisés en deux groupes :

1) ceux dont l'œuf possède une épine terminale (*S. haematobium*, *S. matthei*, *S. bovis*) ;
2) ceux dont l'œuf possède une épine latérale (*S. mansoni*, *S. rodhaini*).

A l'intérieur de chaque groupe, les croisements sont possibles (Taylor, 1970), donnant des hybrides à caractères intermédiaires entre ceux des parents ; par contre, l'hybridation est impossible entre espèces de groupes différents.

Or, *tous* les *Schistosoma* du premier groupe se développent chez des *Bulinus*, *tous* ceux du second chez des *Biomphalaria*.

Il y a donc là un fragment de l'évolution des Schistosomes où le parallélisme est clair avec les phylums de l'hôte-Mollusque, puisque les deux groupes cités peuvent être appelés « groupe *Bulinus* » et « groupe *Biomphalaria* » aussi bien que « groupe à épine terminale » et « groupe à épine latérale ».

Le troisième groupe de *Schistosoma* (*S. japonicum*, *S. mekongi*, tous deux d'Extrême-Orient) caractérisé par un œuf à microprotubérance, se développe quant à lui chez deux genres différents mais apparentés de Prosobranches Pomatiopsidae.

En partant de ces constatations, il n'est donc pas abusif d'essayer de retracer les grandes lignes de l'évolution des Schistosomes.

Il semble d'abord logique de rechercher les ancêtres, ou du moins les parents, des Schistosomes parmi les Trématodes à cycle comparable, dont les cercaires pénètrent directement chez des Vertébrés. Une bonne corrélation est trouvée avec les Spirorchidae qui sont des parasites de Reptiles Chéloniens ; leurs Mollusques vecteurs sont aussi des Gastéropodes, principalement des Pulmonés et l'acquisition du gonochorisme par les Schistosomatidae ne pose pas de problème majeur : si on crée par la pensée un Schistosome hermaphrodite, on obtient une silhouette qui, au prix de la fusion des caecums, est raisonnablement proche de celle d'un Spirorchidae (fig. 2).

On peut donc penser que les ancêtres des Schistosomes parasitaient des Reptiles (peut-être ceux qui avaient acquis l'homéothermie) ; à cette échelle très générale, la coïncidence parfaite entre les Schistosomatidae et les Vertébrés homéothermes pourrait même être interprétée comme un fait de co-évolution au sens large.

L'hypothèse selon laquelle les premiers Schistosomes auraient parasité les premiers Mammifères s'accorde parfaitement avec les idées de Davis (1980) sur les relations entre l'évolution des Mollusques depuis le Crétacé et la distribution actuelle des espèces du genre *Schistosoma*.

Davis remarque que, dès le Crétacé, des Mollusques proches des vecteurs actuels de *Schistosoma* existaient sur la Pangée ; certains d'entre eux (*Oncomelania*, *Tricula* parmi les Prosobranches, *Indoplanorbis* parmi les Pulmonés) auraient été introduits en Asie grâce à la dérive de la plaque indienne ; d'autres (*Bulinus*) seraient restés africains ou paraafricains ; d'autres encore (*Biomphalaria*) auraient été séparés entre l'Afrique et l'Amérique du Sud (des *Biomphalaria* sont connus dans le Paléocène d'Amérique du Sud, ce qui exclut toute introduction récente).

Source : MNHN, Paris

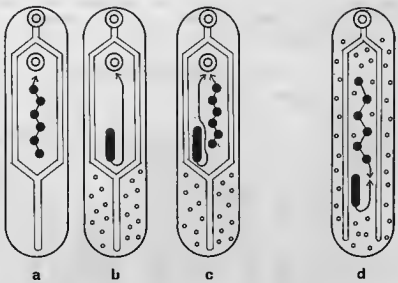


FIG. 2. — Comparaison Schistosomidae-Spirorchidae.

a) Schistosome mâle.
b) Schistosome femelle.
c) Schistosome hermaphrodite imaginaire.
d) *Spirorchidae.*

Il semble qu'on puisse alors proposer l'évolution suivante des Schistosomatidae (fig. 3) :

— à la suite de la rupture du continent de Gondwana, on peut admettre avec DAVIS que les ancêtres des *Schistosoma* à microprotubérance, ont accompagné leurs vecteurs Prosobranches en Asie et qu'il en a été de même pour les *Schistosoma* transmis par *Indoplanorbis* ;

— l'Afrique serait restée le continent d'élection de nombreux Schistosomes transmis par les Pulmonés *Bulinus* et *Biomphalaria* [1] ;

— l'Amérique pourrait n'avoir acquis au contraire son unique *Schistosoma* (*S. mansoni*) qu'avec les migrations humaines [2].

On doit ajouter que ces processus, qui supposent une grande fidélité aux Mollusques vecteurs, n'excluent pas que d'autres genres de Mollusques n'aient été localement conquis (*Lymnaea, Planorbarius, Ferrissia*, etc.) ; on note aussi que les *Schistosoma* sont loin de suivre intégralement les radiations adaptatives de leurs hôtes, telles que celles des Pomatiopsinae et des Triculinae en Asie (DAVIS, 1979), puisque de nombreux taxons de ces Mollusques restent ignorés de ces parasites.

Si l'on admet pour les Schistosomes en général une évolution du type de celle que nous venons de décrire pour les *Schistosoma*, on voit aussitôt qu'elle est en accord très étroit avec la spécificité différentielle (Mollusques/Vertébrés) que nous avons décrite :

— depuis au moins le Crétacé, des Schistosomes larvaires ont illustré leur angle d'exigence étroit en restant remarquablement fidèles à des lignées précises d'hôtes-Mollusques, déjà présents sur la Pangée sous des formes très apparentées aux espèces actuelles,

1. Vu les incertitudes des géologues sur les déplacements de Madagascar, il est difficile de dire si la présence de *Schistosoma* à Madagascar est ancienne ou récente, bien que la deuxième hypothèse paraisse plus plausible, les deux espèces malgaches connues étant parasites de l'Homme.

2. Sur ce point, étayé par le fait que beaucoup de *Biomphalaria* américains sont réfractaires à *S. mansoni* (contrairement aux espèces africaines), nous différons de Davis qui pense à une introduction simultanée de *Biomphalaria* et *Schistosoma* par la plaque américaine.

Source : MNHN, Paris

— pendant la même durée, les Schistosomes adultes ont colonisé, sans beaucoup de discrimination, les Mammifères et Oiseaux à mœurs aquatiques que leur présentait tour à tour l'évolution, grâce, cette fois-ci, à leur angle d'exigence très large.

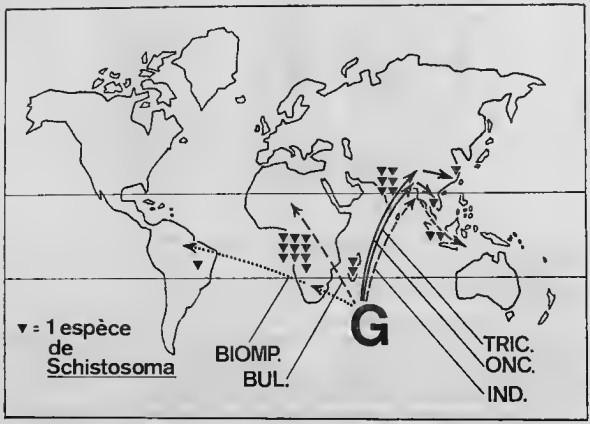


FIG. 3. — Évolution possible des représentants du genre *Schistosoma* à partir du continent de Gondwana (G), d'après les idées de Davis (1980). Les triangles noirs indiquent le nombre d'espèces de *Schistosoma* dans chacune des grandes entités géographiques.

BIOMP. = *Biomphalaria.*
BUL. = *Bulinus.*
IND. = *Indoplanorbis.*
ONC. = *Oncomelania.*
TRIC. = *Tricula.*

V. — Classification des Schistosomes

L'étude de leur spécificité n'aide pas beaucoup à l'établissement d'une taxonomie naturelle des Schistosomatidae, et l'on en est actuellement réduit à une classification purement typologique. En se fondant sur l'anatomie des adultes (position intra- ou intercaecale des testicules chez le mâle, présence ou absence des ventouses, caractères divers), on admet quatre sous-familles (fig. 4) : Dendritobilharziinae, Gigantobilharziinae, Bilharziellinae (toutes trois parasites d'Oiseaux), Schistosomatinae (parasites d'Oiseaux ou de Mammifères). Bayssade-Dufour (1979) préfère une division en deux familles (Bilharziellidae, parasites d'Oiseaux ; Schistosomatidae, parasites de Mammifères) en se fondant sur la chétotaxie des cercaires.

Source : MNHN, Paris

FIG. 4. — Classification traditionnelle des Schistosomes (1 seule famille, 2 sous-familles). Bayssade-Dufour (1980) propose une division en 2 familles, dont la limite coïncide avec celle qui sépare les hôtes-Oiseaux des hôtes-Mammifères.

HD = hôtes définitifs.
HI = hôtes intermédiaires.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Même s'il est impossible de dresser pour les Schistosomes un arbre phylétique de quelque amplitude, il est clair que leur fidélité évolutive est bien plus étroite à l'égard des hôtes-Mollusques qu'à l'égard des hôtes-Vertébrés.

En fait, ceci nous paraît illustrer le cas général des Trématodes.

Si l'on dresse une phylogénèse des Trématodes (fig. 5) inspirée de la classification de La Rue (1957) et des amendements proposés par Bayssade-Dufour (1979), et si l'on indique les classes de Mollusques, on voit clairement que (à deux exceptions près), les superfamilles des Trématodes sont fidèles à une classe de Mollusques. Cela est en accord total avec l'angle d'exigence au niveau spécifique. Cela est en accord également avec l'idée que les Trématodes seraient initialement des parasites de Mollusques, étroitement spécifiques, dont le cycle se serait compliqué par adjonction d'hôtes, dont les Vertébrés.

BIBLIOGRAPHIE

Bayssade-Dufour, C., 1979. — L'appareil sensoriel des cercaires et la systématique des Trématodes Digénétiques. — *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, sér. A, Zool., 113 : 1-81.

Capron, A., Deblock, S., Biguet, J., Clay, A., Adenis, L. et Vernes, A., 1965. — Contribution à l'étude expérimentale de la Bilharziose à *Schistosoma haematobium*. — *Bull. World Hth. Org.*, 32 : 755-778.

Combes, C. et Imbert-Establet, D., 1980. — Compared infectivity in Rodents of *Schistosoma mansoni* cercariae of human origin and *Schistosoma mansoni* cercariae of murine origin. — *J. Helminthol.*, 54 : 167-171.

Davis, G. M., 1979. — The origin and evolution of the Pomatiopsidae, with emphasis on the Mekong River Triculinae. — *Monogr. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 20 : 1-120.

Davis, G. M., 1980. — Snail hosts of Asian *Schistosoma* infecting man : evolution and coevolution. — *Malacol. Rev.*, suppl. 2 : 195-238.

Euzet, L. et Combes, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. — *In* Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, T. 3, *Soc. Zool. France*, éd. : 239-285.

Jourdane, J. et Imbert-Establet, D., 1980. — Étude expérimentale de la permissivité du Rat sauvage (*Rattus rattus*) de Guadeloupe à l'égard de *Schistosoma mansoni*. Hypothèse sur le rôle de cet hôte dans la dynamique des foyers naturels. — *Acta tropica*, 37 : 41-51.

Jourdane, J., 1980. — Interference by *Schistosoma mansoni* larvae with the natural resistance to *Echinostoma bourgati* in *Biomphalaria glabrata*. — *Proc. 3rd Europ. Multicoll. Parasitol.*, Cambridge : 39.

La Rue, G. R., 1957. — The classification of Digenetic Digenea : a review and a new system. — *Exp. Parasitol.*, 6 : 306-344.

Loverde, P. T., 1979. — Defense reactions in Snails against the intramolluscan stages of Schistosomes. — *Zentralblatt f. Bakteriol.*, 1 Abt. Referate, 263 : 207-209.

Southgate, V. R., Van Wijk, H. M. et Wright, C. A., 1976. — Schistosomiasis at Loum, Cameroun ; *Schistosoma haematobium*, *Schistosoma intercalatum* and their natural hybrid. — *Z. f. Parasitenkde*, 49 : 145-159.

Taylor, M. G., 1970. — Hybridization experiments on five species of African Schistosomes. — *J. Helminthol.*, *44* : 253-314.

Source : MNHN, Paris

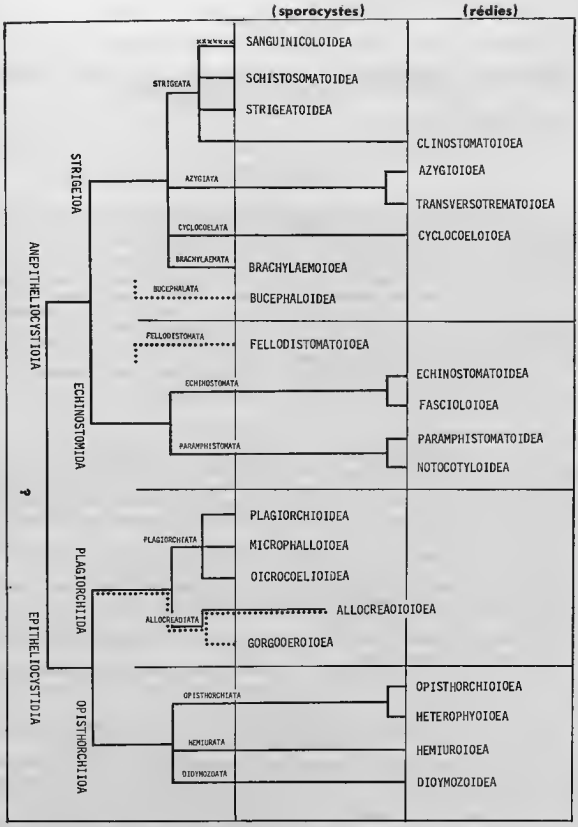


FIG. 5. — Classification des Trématodes montrant la place des Schistosomes et la nature des Mollusques vecteurs. Les traits pleins indiquent des vecteurs Gastéropodes, les points indiquent des vecteurs Lamellibranches, les croix indiquent des vecteurs Annélides. Quelques très rares espèces utilisent aussi des Scaphopodes.

Source : MNHN, Paris

INTERVENTION CONSÉCUTIVE A LA COMMUNICATION DE CLAUDE COMBES SUR LA SPÉCIFICITÉ DES SCHISTOSOMES

PAR

Ch. BAYSSADE-DUFOUR

Je ne suis pas d'accord avec la classification proposée par M. Combes, qui sous-estime la valeur déterminante des informations fournies par la chétotaxie des cercaires et qui n'envisage pas que des parasites d'Oiseaux puissent être plus évolués que ceux des Mammifères.

L'interprétation de la chétotaxie des cercaires est fondée sur la considération suivante : l'évolution se manifeste par une diminution du nombre des axes de papilles caudales et par une diminution du nombre de papilles sur chaque axe. Ainsi, on peut voir très facilement que le genre *Schistosoma* comprend deux groupes : le vaste groupe des *Schistosoma* parasite de Planorboidea, qui possède 8 axes de papilles caudales, et le petit groupe de *Schistosoma* de Rissoidea, qui possède 6 axes de papilles caudales ; les différences au niveau de la chétotaxie se révèlent parfaitement superposables aux différences dans les superfamilles de mollusques-hôtes.

Sur ces bases, la classification des Schistosomatoidea est la suivante : cette superfamille se divise en deux familles : les Schistosomatidae et les Bilharziellidae, chaque famille se subdivise, à son tour, en deux ou plusieurs sous-groupes.

1) La famille des Schistosomatidae, la plus primitive, comprend :

a) le groupe des *Schistosoma* parasites de Planorboidea, avec les espèces *S. mansoni, rodhaini, haematobium, intercalatum, leiperi, mattheei, bovis, margrebowiei* ; ce groupe se caractérise par 8 axes de papilles sur le tronc caudal et par 2 axes de papilles sur chaque furca. Le tronc caudal porte 2 axes ventraux, 2 axes dorsaux et 4 axes latéraux. Les papilles latérales sont toujours dans la région proximale, les autres papilles sont réparties tout au long du tronc caudal. Le nombre total de papilles est compris entre 45 et 55.

b) Les *Schistosoma* parasites de Rissoidea, avec le groupe *S. japonicum* ; il se caractérise par 6 axes de papilles sur le tronc caudal et par 1 axe de papilles sur chaque furca.

Le tronc caudal porte 2 axes ventraux, 2 axes dorsaux et 2 axes latéraux. Les papilles latérales sont dans la région proximale ; les autres papilles sont réparties tout au long du tronc caudal. Le nombre total des papilles est compris entre 12 et 20.

c) *Schistosomatium douthitti*, parasite de Lymnaeoidea, avec 6 axes de papilles sur le tronc caudal et 2 axes de papilles sur chaque furca.

Le tronc caudal porte 2 axes ventraux, 2 axes dorsaux et 2 axes latéraux. Les papilles latérales sont toujours dans la région proximale, les autres papilles sont dans la moitié distale du tronc caudal. Nombre total de papilles : 22.

2) La famille des Bilharziellidae est la plus évoluée ; au lieu de 8 ou 6 axes de papilles, elle n'en a plus que 4. Les axes latéraux ne portent jamais de papille. Cette famille comprend :

a) le groupe d'*Austrobilharzia* et *Ornithobilharzia*, parasites de Rissoidea et Cerithioidea. Ce groupe porte 4 axes de papilles sur le tronc caudal : 2 ventraux et 2 dorsaux, et 2 axes de papilles sur chaque furca. Les papilles des 2 axes ventraux et des deux axes dorsaux sont réparties tout au long du tronc caudal. Nombre total de papilles : 26.

b) le groupe des *Trichobilharzia* parasite de Lymnaeoidea. Ce groupe porte 4 axes de papilles : 2 ventraux et 2 dorsaux, dans la moitié distale du tronc caudal, et il porte 1 axe de papilles sur chaque furca. Nombre total de papilles : 12.

Source : MNHN, Paris

Cette classification recoupe d'ailleurs celle d'Azimov, 1970, reprise par Euzéby, 1975, qui tient compte :

— du cycle biologique de ces Vers : les uns parasites de Mammifères (Schistosomatidae), les autres parasites d'Oiseaux (Bilharziellidae).

— des caractéristiques des adultes, et, en particulier du nombre des testicules : 4 à 18 chez *Schistosoma* et *Schistosomatium* (Schistosomatidae), 80 ou plus chez *Bilharziella* et *Trichobilharzia* (Bilharziellidae), 60 chez *Austrobilharzia* et *Ornithobilharzia*, donc plus proches, sous cet aspect, des Bilharziellidae que des Schistosomatidae.

— des informations données par les miracidiums.

Si l'on ne connaît qu'une seule chétotaxie cercarienne de *Schistosoma* asiatique : celle de *S. japonicum*, on connaît, par contre, cinq chétotaxies miracidiales : celles de *Schistosoma indicum, nasale, spindale, incognitum* et *japonicum* ; elles permettent de séparer les Schistosomes en deux groupes :

— le groupe parasite de Planorboidea asiatiques (*Indoplanorbis*), identique à celui des Planorboidea africains (*Bulinus, Physopsis, Isidora*) ; ce groupe comprend *S. indicum, nasale* et *spindale* ;

— le groupe parasite de Lymnaeoidea et Rissoidea, avec, respectivement, *S. incognitum* et *S. japonicum*.

Donc, l'ensemble de ces observations, basées sur les cycles biologiques de ces différents Vers, sur la morphologie des adultes et la chétotaxie des miracidiums, est en accord total avec la classification que je propose, basée sur la chétotaxie des cercaires.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES ACARIENS SARCOPTIFORMES PLUMICOLES

PAR

J. Gaud et W. T. Atyeo

Le terme de « Sarcoptiformes plumicoles » (SP) est sans signification taxonomique. Nous appelons ainsi tous les Acaridida vivant à la surface des plumes (plumicoles stricto sensu) ou dans le tuyau de celles-ci (syrinxicoles). Pour constituer des groupes naturels, il faudrait probablement réunir certain SP avec d'autres Acaridida occupant sur les oiseaux des sites écologiques différents (Epidermoptidae, Turbinoptidae, Laminosioptidae) ou parasites de Mammifères (Psoroptidae, Lobalgidae). Nous n'aborderons pas ce sujet ici.

Les SP constituent un vaste ensemble, dont l'inventaire n'est pas terminé. Nous en distinguons aujourd'hui environ 400 genres et 2 000 espèces. Diverses extrapolations nous donnent à penser que le nombre total des espèces avoisine 6 000 et qu'il faudra porter à 500 au moins le nombre des genres. Nous classons aujourd'hui les SP en 26 familles (cf. tableau) regroupées en trois superfamilles (15). Soulignons que le seul critère de cette classification est la morphologie externe des SP adultes. Aux caractères utilisés par les anciens auteurs (forme générale, place d'insertion des pattes postérieures, hypertrophie de certaines pattes), nous avons ajouté ou substitué la chaetotaxie et la structure du prétarse. La prise en considération de caractères fournis par les formes immatures, l'anatomie interne ou la physiologie amènerait peut-être à de nouvelles divisions ou à des rapprochements inattendus.

Parasites obligatoires, vivant sur leur hôte toute la durée de leur vie, transmis le plus souvent des parents à leur progéniture, les SP réunissent toutes les conditions pour que leur spécificité parasitaire soit de type phylétique. Effectivement, malgré de rares exceptions (genre *Analloptes*), la co-évolution du parasite et de l'hôte semble la règle à l'échelon générique. Les *Freyana* parasites des Anatidae (11), les *Pseudalges* parasites des guépiers du genre *Merops* (13 — fig. 1) constituent de bons exemples de cette co-évolution. A l'échelle supragénérique, le tableau ci-après présente, aussi objectivement que possible, les données que nous possédons sur le sujet.

Ce tableau montre que la répartition des diverses familles de SP parmi les différents ordres d'oiseaux ne s'est pas faite au hasard. Aucun SP n'a été trouvé sur les oiseaux Casuariformes, Rheiformes ni Sphenisciformes. Pour les 24 autres ordres aviaires, leur acarofaune parasite est composée pour les deux tiers au moins — et souvent pour plus des trois quarts — par trois familles seulement de SP, sur les 26 familles reconnues.

Dans l'ensemble, même aux échelons supragénériques, les SP sont des « parasites endémiques » (sensu Baer, 6), inféodés à un groupe d'hôtes bien défini et relativement restreint. Il y a cependant des différences de degré dans la spécificité des diverses familles de SP. Certaines montrent une spécificité extrêmement étroite. Le fait n'est pas limité aux familles réunissant peu de genres et d'espèces : les 9 genres et 17 espèces de Crypturoptidae parasitent tous des Tinamidae ; les 18 genres et 64 espèces d'Eusthaciidae parasitent tous des Apodidae. Inversement, certaines familles de SP ont une assez large distribution. Ce ne sont pas nécessairement les plus riches en genres et espèces. Certes, les Anal-

Source : MNHN, Paris

SARCOPTIFORMES-PLUMICOLES

		FREYANOIDEA	ANALGOIDEA														PTEROLICHOIDEA								
		Freyanidae	Caudiferidae	Vexillariidae	Xolalgidae	Alloptidae	Trouessartiidae	Avenzoariidae	Proctophyllodidae	Apionacaridae	Dermoglyphidae	Analgidae	Psoroptidiidae	Gaudoglyphidae	Pityalgidae	Pyroglyphidae	Syringobiidae	Ptiloxenidae	Rectijanidae	Kramerellidae	Pterolichidae	Thoracosatheidae	Cryptoroptidae	Garcinyidae	Falculiferidae	Eustathiidae	Ochrolichidae
OISEAUX TERRESTRES RÉCENTS	Passeriformes		1	19		131	58	276		3	102	11				8								6			5
	Piciformes			3		9	62	4			4	8				1								11			
	Trogoniformes							1																			
	Coraciiformes		33	8		7	3	5		2	2	15								9				7			
	Coliiformes										2									2							
	Apodiformes				4			31		1	8			1	1	1										64	
	Caprimulgiformes			1		2				1	1	1				1				4				3			
	Strigiformes			1								1							20								
	Cuculiformes			4				1		1	6	2								6				3			
	Psittaciformes			11				1		1		6				3	6			52					2		
	Columbiformes									2	13									1					38		
	Galliformes								1	2	26		1				1			67	1						
	Falconiformes			3			1			2	1						1		1	6				17			
	Tinamiformes									7	3												17				
	Struthioniformes									1										4							
	Apterygiformes										2						2										
OISEAUX AQUATIQUES	Charadriiformes	11		28	51		41	1	2	1		1				26	9			21							
	Gruiformes	1		9	5			1		1	16	2							4	30				2			
	Anatiformes	38		1	9		3			1								7									
	Ciconiiformes	1	3	3	15		4										1		18	14							
	Pelecaniformes	7		1	15		4			1									1								
	Procellariiformes	1		6	37		4																				
	Podicipitiformes			1														4									
	Gaviiformes				1																						

Source : MNHN, Paris

gidae (36 genres et 171 espèces) ou les Xolalgidae (24 genres et 91 espèces) ont toutes deux un large éventail d'hôtes (13 ordres aviaires). Mais les Dermoglyphidae (5 genres et 27 espèces seulement) se retrouvent sur 15 ordres d'oiseaux.

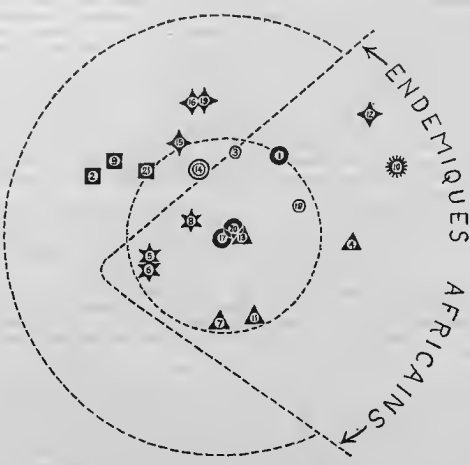


FIG. 1. — *Pseudalges* parasites des *Merops*.

Chaque chiffre représente une espèce du genre *Merops*, la place de ce chiffre traduisant les affinités de l'espèce à l'intérieur du groupe selon C. H. Fry (1969, I bis, *III* : 557-592). Les chiffres entourés d'une figure correspondent à des associations *Pseudalges-Merops* connues, la forme de la figure correspondant à une espèce donnée du genre *Pseudalges* : carré = *P. analgoides* ; cercle noir = *P. brachylobus* ; étoile à 16 branches = *P. fallax* ; étoile à 6 branches = *P. inchoatarcus* ; étoile à 4 branches = *P. mimus* ; triangle = *P. orwigi* ; cercle blanc = *P. n. sp.* Les chiffres correspondent aux noms d'espèce des hôtes rangés par ordre alphabétique : 1 = *M. albicollis* ; 2 = *M. apiaster* ; 3 = *M. boehmi* ; 4 = *M. breweri* ; = 5 = *M. bullockoides* ; 6 = *M. bulocki* ; 7 = *M. gularis* ; 8 = *M. hirundineus* ; 9 = *M. leschenaulti* ; 10 = *M. malimbicus* ; 11 = *M. mulleri* ; 12 = *M. nubicus* ; 13 = *M. oreobates* ; 14 = *M. orientalis* ; 15 = *M. ornatus* ; 16 = *M. philippinus* ; 17 = *M. pusillus* ; 18 = *M. revoilii* ; 19 = *M. superciliosus* ; 20 = *M. variegatus* ; 21 = *M. viridis*.

En général, chaque groupe supragénérique de SP montre une nette prédilection pour l'un de trois grands groupes aviaires : oiseaux anciens aquatiques ; oiseaux anciens terrestres ; oiseaux récents. Les exemples de spécificité étroite se rencontrent plutôt chez les parasites des oiseaux terrestres ; les exemples de large éventail d'hôtes se rencontrent plutôt chez les SP parasites d'oiseaux aquatiques. La spécificité paraît moins étroite chez les Acariens syrinxicoles (Apionacaridae, Dermoglyphidae, Syringobiidae) que chez les plumicoles stricts ; moins étroite chez les SP vivant sur les petites plumes de contour ou sur les duvets (Analgidae, Psoroptoididae, Xolalgidae) que chez ceux vivant à la surface des grandes pennes.

Source : MNHN, Paris

Les SP n'ont probablement pas été transmis aux oiseaux par les ancêtres reptiliens de ces derniers. Plus vraisemblablement, des acariens libres détriticoles sont progressivement devenus nidicoles, puis phorétiques et, enfin, parasites sur les oiseaux. La famille des Pyroglyphidae — ou, plus précisément, sa sous-famille des Dermatophagoïdinae — nous offre aujourd'hui, à travers les différents genres qui la composent, l'illustration d'un tel processus (12), *Dermatophagoides pteronyssoides* est un détriticole bien connu, vivant notamment dans les poussières domestiques. D'autres espèces du genre *Dermatophagoides* (*D. aureliani, D. rwandae, D. sclerovestibulatus*) ont été trouvées dans des nids d'oiseaux. Les genres *Bontiella* et *Guatemalichus* (= *Fainoglyphus*) ont été occasionnellement trouvés dans le plumage des oiseaux. Le genre *Hirstia* est nidicole avec des mœurs phorétiques marquées, mais il montre peu de spécificité dans le choix des oiseaux véhicules ; moineaux, hirondelles ou martinets sont indistinctement utilisés : *Hirstia chelidonis* se trouve sur eux tous parce que ces oiseaux occupent les nids les uns des autres ou nidifient dans un même endroit. Les six espèces des genres *Hullia* et *Onychalges* se comportent en vrais parasites plumicoles et paraissent assez étroitement spécifiques dans le choix de leurs hôtes. Enfin *Paralgopsis*, syrinxicole, dont deux espèces ont été trouvées à plusieurs reprises dans le tuyau des rémiges de Psittaciformes, peut difficilement ne pas être considéré comme un vrai parasite.

Si un processus évolutif de cette sorte est une hypothèse acceptable, deux questions se posent : 1) Ce processus s'est-il renouvelé souvent avec succès ? et devons-nous donc considérer les SP comme un ensemble polyphylétique ? 2) L'acarien ayant opté pour la vie plumicole et y ayant réussi est-il condamné à ne plus quitter la lignée de son hôte ? ou bien reste-t-il capable, sous certaines conditions, de s'adapter à des oiseaux différents ?

A la première question, nous répondrons avec une extrême prudence. Les erreurs de nos prédécesseurs (7, 11) nous montrent combien il est difficile de définir des lignées évolutives parmi les SP. Ces acariens montrent un luxe de formes admirables mais déconcertant ; un foisonnement morphologique apparemment « gratuit », sans rapport évident, en tout cas, avec une quelconque adaptation ni à leur biotope, ni même à la vie parasitaire.

Ainsi, les hypertrophies de pattes, qui s'observent chez la moitié ou presque des genres de SP, ont tant frappé les premiers observateurs de ces acariens et ont été souvent interprétées comme moyens de fixation aux plumes, ne peuvent être tenues pour des adaptations. Ce sont des caractères sexuels secondaires, présents chez les mâles seuls, *et pas chez tous*. Souvent existent simultanément des mâles « homéomorphes », peu différents des femelles, et des mâles « hétéromorphes », très déformés. Parfois tous les intermédiaires se voient entre ces deux formes, parfois non. Dans les deux cas, mâles homéomorphes et mâles hétéromorphes semblent avoir succès égal auprès des tritonymphes femelles avec lesquelles ils s'accouplent. Ce que nous venons de dire des hypertrophies de pattes est aussi vrai des hypertrophies des chélicères, des développements asymétriques, des bilobations terminales et tous autres caractères secondaires mâles.

Parfois, c'est chez les femelles que s'observe le dimorphisme, car les femelles peuvent elles aussi — plus rarement que les mâles, il est vrai — présenter des caractères sexuels secondaires étranges : bilobation terminale, soulignée éventuellement par des appendices gladiformes (Proctophyllodidae) ou par des soies terminales gladiformes (Alloptidae, Trouessartiidae), caractères sans équivalent chez mâles et immatures de la même espèce. Dans certains genres enfin, ce sont les formes immatures qui revêtent des excroissances cuticulaires hizarres (*Alleustathia, Tillacarus*) ou des soies modifiées en trident ou en palmes (*Vexillaria*), dont on ne trouve plus trace chez les adultes de l'espèce considérée.

Notons que les SP paraissent « renoncer » aisément à certains de ces caractères sexuels secondaires. Dans une même famille de SP et sur un même groupe d'oiseaux, on trouve selon les genres : des mâles sans bilobation terminale, des mâles plus ou moins profondément bilohés..... et des mâles à lohes soudés sur la ligne médiane. Chez les Proctophyllodidae, on voit, à l'extrémité postérieure du corps des mâles, deux expansions foliiformes membraneuses, une droite et une gauche, étendues vers l'arrière. Chez les *Proctophyllodes*, ces feuilles sont généralement larges et longues. Elles atteignent la longueur du reste du corps chez *P. ceratophyllus*. Chez *P. atycoi*, elles sont plus longues encore, mais amincies au point d'avoir l'air de soies. Dans le genre *Ptyctophyllodes* (2), dont les femelles sont indiscer-

Source : MNHN, Paris

nables de celles de *Proctophyllodes*, les mâles montrent des feuilles petites, raides, repliées dorsalement et étroitement plaquées aux téguments dorsaux, paraissant dépourvues de toute utilité ; elles disparaissent d'ailleurs complètement chez certains individus.

Même non adaptatifs, ces caractères pouvaient, a priori, servir à définir des lignées et les anciens auteurs ont cru pouvoir les utiliser dans ce but. Mais des phénomènes de convergence rendent cette utilisation dangereuse. Ainsi l'hypertrophie simultanée des pattes antérieures et des chélicères s'observe aussi bien dans le genre *Sulanyssus* (Freyanoidea) que dans le genre *Bdellorhynchus* (Analgoidea) ou le genre *Falculifer* (Pterolichoidea). C'est la IV^e^ paire de pattes qui est le plus habituellement hypertrophiée chez les mâles hétéromorphes. Toutefois, ceux de la famille des Analgidae, comme ceux des familles voisines des Psoroptoididae et des Dermoglyphidae, ont tous la III^e^ paire de pattes hypertrophiée, non locomotrice, servant uniquement à la préhension de la tritonymphe pendant l'accouplement. Tous..... sauf ceux du genre *Heteralges*, Analgidae typique par ailleurs, chez qui l'hypertrophie porte sur la IV^e^ paire de pattes.

Certains caractères, apparemment adaptatifs, ne sont pas plus fiables, taxonomiquement parlant, que les caractères sexuels secondaires. Ainsi, la forme générale arrondie, l'insertion sous-abdominale des pattes postérieures et le grand développement du squelette coxal ont paru à Dubinin (10) pouvoir définir sa famille des Freyanidae. Il y avait là, en fait, un phénomène de convergence et nous avons dû, ultérieurement, répartir les Freyanidae sensu Dubinin entre nos trois super-familles : Freyanoidea (Freyanidae vrais), Analgoidea (Alloptidae) et Pterolichoidea (Kramerellidae). Nous tenons donc à souligner combien incertaine et provisoire est la distinction que nous proposons ci-après de six lignées de SP susceptibles chacune de dériver d'un ancêtre libre commun.

La superfamille des Pterolichoidea nous semble la lignée monophylétique la plus ancienne. Elle a dû parasiter originellement des oiseaux aquatiques ; c'est sur les grèbes, les flamants et les Charadriiformes que l'on trouve les Pterolichoidea ayant la chaetotaxie adanale la plus primitive. Mais c'est sur les oiseaux terrestres que cette lignée s'est le mieux développée. En revanche, la réussite des Eustathiidae sur les martinets mise à part, l'implantation des Pterolichoidea sur les oiseaux récents paraît difficile.

Les Freyanoidea sont sans doute, eux aussi, une lignée monophylétique développée chez les oiseaux aquatiques, ayant mal réussi à contaminer les oiseaux terrestres (ou n'ayant pu se maintenir sur les oiseaux ayant opté pour la vie terrestre), la réussite des Vexillariidae sur les calaos exceptée.

Nous ne pensons pas que les Analgoidea dérivent tous d'un ancêtre commun. Peut-être les caractères définissant cette super-famille sont-ils surtout des signes d'indifférenciation. Alloptidae, Trouessartiidae et Xolalgidae d'une part, Avenzoariidae et Proctophyllodidae d'autre part, semblent constituer deux groupes homogènes dont l'histoire différerait peu de celle des Freyanoidea. Les Pyroglyphidae, en qui nous avons voulu voir l'illustration du processus d'adaptation d'un acarien libre à la vie plumicole, sont peut-être proches parents du groupe « Analgidae-Dermoglyphidae-Psoroptoididae-Gaudoglyphidae », la famille Ptyssalgidae étant intermédiaire entre les deux. Qu'il s'agisse d'une ou de deux lignées distinctes, l'ensemble paraît s'être attaqué d'abord à des oiseaux terrestres. La contamination de Rallidae par des Analgidae nous semble le résultat d'un transfert ultérieur.

Quant aux possibilités d'adaptation des SP à des hôtes nouveaux, rappelons d'abord l'invraisemblable polymorphisme intraspécifique des SP. Ce polymorphisme laisse à penser que le plumage des oiseaux, en tant que milieu, n'exerce pas sur ces acariens une « pression sélective » très puissante. Un autre indice de ce défaut de contrainte est la présence fréquente sur un même oiseau de deux, trois, voire quatre espèces congénères de SP (1). L'explication classique, spéciation sur un seul hôte grâce à l'utilisation par chaque nouvelle espèce d'une niche écologique distincte, semble insuffisante. La spéciation sur des hôtes différents mais zoologiquement proches et des transferts ultérieurs, à l'occasion de remise en contact de populations aviaires un temps séparées, a dû intervenir aussi.

Que les SP aient réussi à parasiter de nouveaux hôtes par transfert fait peu de doute. La présence de *Bonnetella fusca* et d'un *Analloptes* sur l'aigle pêcheur *Pandion haliaetus* ne peut s'expliquer autrement ; tous les autres Bonnetellinae et *Analloptes* sont parasites d'oiseaux aquatiques. Si l'on observe que 99 % des Proctophyllodidae sont parasites d'oiseaux récents, Passeriformes essentiellement, le transfert semble l'explication la plus plausible des quatre exceptions constituant le 1 % res-

Source : MNHN, Paris

tant : *Proctophyllodes scolopacinus* sur les bécasses *Scolopax rusticola* et *Philophela minor* (3) ; *Pterodectes rallicolae* sur un Rallidae (4) ; *Anorthalloptes megamerus* sur un Psittacidae (5) et *Montesauria trulla* (18, cette dernière association non vérifiée) sur un Musophagidae. Il en est de même pour la présence de deux espèces de *Hieracolichus* sur des outardes, alors que les neuf autres espèces du genre sont parasites de Falconiformes.

Un cas intéressant est celui de *Megniniella*. Ce genre et le genre *Metanalges*, très voisin, groupent 17 espèces, dont 16 parasites de Rallidae. Comme ce sont les seuls Analgidae rencontrés sur des oiseaux aquatiques, nous pouvons supposer que cette association hôte-parasite résulte d'un transfert aux Rallidae d'un parasite de Galliforme. Mais le transfert de Rallidae à Musophagidae paraît certain quand on voit une espèce de *Megniniella* parasiter *Crinifer piscator*.

S'il y a peu de doute sur la réalité des transferts, la fréquence de ces derniers reste inconnue. La distribution très inhomogène des SP parmi leurs hôtes fait d'abord penser que les transferts ont été rares. Toutefois, si les exemples de transfert que nous avons donnés sont probants, c'est parce qu'ils ont eu lieu entre hôtes très éloignés, systématiquement parlant ; l' « enjambement » a été important. De tels enjambements ont sûrement été rares. Mais il n'est pas exclu que des transferts entre oiseaux proches parents aient joué un rôle important dans la dissémination des SP. Cela est même probable dans le cas particulier des oiseaux aquatiques. Ce serait l'explication de la grande similitude observée entre les acarofaunes des divers ordres d'oiseaux pélagiques. Les concentrations d'oiseaux d'ordres différents sur les lieux de nidification ont dû multiplier, dans ce cas, les occasions de transfert.

Ce rôle possible de la multiplication des occasions nous a incités à étudier deux cas particuliers des relations entre groupes d'oiseaux paraissant offrir à un transfert éventuel des occasions favorables répétées : le cas des oiseaux prédateurs d'autres oiseaux et le cas des coucous qui ne nidifient pas et font élever leur progéniture par de petits Passeriformes. Ce dernier cas nous semblait le plus favorable, du fait de la cohabitation prolongée et du fait que les SP des parents adoptifs ne rencontraient sur le jeune coucou la concurrence d'aucun parasite pré-établi. Cependant, aucun transfert n'a été décelé dans ces conditions (16). Les jeunes coucous élevés par des Passeriformes n'hébergent pas de SP. Ils en acquièrent, parvenus à l'état adulte, par contamination « vénérienne » pourrait-on dire, et les SP ainsi acquis sont des parasites de Cuculiformes, très proches de ceux qu'hébergent les coucous nidificateurs. Clay (9) arrive à la même conclusion en ce qui concerne les Mallophages parasites des Cuculiformes.

Sur les prédateurs d'oiseaux, on trouve fréquemment, en individus isolés, des SP provenant manifestement des proies. Toutefois, nous n'avons longtemps trouvé trace d'aucun transfert réussi (16). La récente découverte, sur deux faucons africains, *F. ardosiaceus* et *F. tinnunculus*, d'une espèce nouvelle du genre *Pseudalloptes* remet les choses en question. Toutes les espèces connues de ce genre sont parasites de Phasianidae. Cependant, on a peine à imaginer les deux petits faucons porteurs de ce *Pseudalloptes* comme descendants de chasseurs de Phasianidae.

Hors ces cas particuliers, a priori favorables et finalement peu démonstratifs, nous connaissons des cas de transferts, quasi contemporains, avec des enjambements de faible amplitude il est vrai, donneur et receveur appartenant à la même famille. Dans les basses-cours et volières d'Europe, poulets, dindons, pintades et divers faisans hébergent tous un même Analgidae, *Megninia ginglymura*, et un même *Pterolichus* proche de *P. obtusus* alors qu'à l'état sauvage et dans son pays d'origine, chacun de ces oiseaux a son acarofaune propre, parfois très riche (*Numida meleagris*, en Afrique, héberge deux espèces de *Megninia* différentes de *M. ginglymura* et quatre espèces de *Pseudalloptes*). On observe de même le transfert de *Diplaegidia columbae*, parasite de *Columba livia*, à diverses tourterelles exotiques conservées en captivité en Europe (*Streptopelia roseogrisea* africaine, *Ocyphaps lophotes* australienne). On observe, inversement, le transfert de *Falculifer lacertosus* et de *Pterophagus columbae*, parasites des tourterelles du genre *Streptopelia*, au pigeon domestique transporté d'Europe en Afrique ou en Inde (14).

Ces transferts « à courte distance zoologique » paraissent avoir eu pour conditions, non seulement la mise en contact de populations aviaires depuis longtemps séparées, mais aussi un important changement dans la vie du nouvel hôte : milieu, alimentation, activité. En a-t-il été de même pour les

Source : MNHN, Paris

transferts à large enjambement ? Notons que, dans plusieurs des exemples que nous avons donnés, l'hôte receveur avait abandonné les conditions écologiques où vivent ses proches pour adopter plus ou moins le milieu des hôtes donneurs : *Pandion haliaetus, Crinifer piscator* sont passés du milieu terrestre au milieu aquatique ; les bécasses et les outardes ont fait le mouvement inverse.

Dans le changement de vie du nouvel hôte, quel est l'élément le plus nécessaire à la réussite du transfert ? On ne peut écarter le rôle des « occasions » plus fréquentes créées par la mise en rapports plus étroits avec de nouveaux voisins. Des conditions climatiques peuvent jouer aussi ; nous avons observé des fluctuations importantes — pouvant aller jusqu'à l'extinction — des populations de SP, sur une même espèce d'hôtes, en fonction de la température et de l'humidité (14).

Mais sans doute faut-il aussi tenir compte des modifications physiologiques de l'hôte receveur liées à l'adaptation au milieu nouveau. Ici, malheureusement, l'ignorance où nous sommes de la biologie des SP nous arrête. Nous ne savons même pas de quoi exactement se nourrissent ces acariens : débris de plumes ? sécrétions recouvrant les plumes ? micro-organismes vivant dans ces sécrétions ? Il reste cependant certain que les SP tirent des oiseaux non seulement gîte mais aussi nourriture. Cela laisse place à une « pression sélective » indépendante de la morphologie des plumes. D'autre part, une spécificité étroite allant de pair avec un manque presque complet de modifications morphologiques adaptatives fait penser qu'il faut rechercher sur le plan physiologique les raisons de l'adaptation des SP à leurs hôtes.

BIBLIOGRAPHIE

1 — Atyeo (W. T.), 1967. — Four new species of Monojoubertia from one species of bird. — *Jl Kansas entom. Soc., 40* : 458-465.

2 — Atyeo (W. T.), 1967. — Two new feather mite genera with polymorphic males. — *Ibid., 40* : 465-471.

3 — Atyeo (W. T.) and Braasch (N. L.), 1966. — The feather mite genus Proctophyllodes. — *Bull. Univ. Nebraska St. Museum, 5* : 1-354.

4 — Atyeo (W. T.) et Gaud (J.), 1977. — Gruiformes, a new host group for Pterodectine feather mites. — *Jl of Parasitol., 63* : 141-144.

5 — Atyeo (W. T.) et Gaud (J.), 1976. — The probable association of a new genus of Proctophyllodidae with a New Guinean parrot. — *Jl Kansas entom. Soc., 49* : 489-491.

6 — Baer (J. G.), 1957. — Répartition et endémicité des Cestodes chez les Reptiles, Oiseaux et Mammifères. — 1er Symp. sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés, Univ. Neuchâtel. *Int. Union. biol. Sc.*, Sér. B, *32* : 270-292.

7 — Černý (V.), 1971. — Parasite-host relationships in feather mites. — Proc. 3rd intern. Congr. Acarol., Prague.

8 — Černý (V.), 1972. — Comparison of chewing lice and feather mites as indicators of relationships in some birds suborders. — *Inst. Parasit. Cz. Acad. Sces, Prague, 18* : 525-529.

9 — Clay (Th.), 1957. — The Mallophaga of birds. — 1er Symp. sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés, Univ. Neuchâtel. *Int. Union. biol. Sc. sér. B, 32* : 120-158.

10 — Dubinin (W. B.), 1951. — Famille Freyanidae. — Faune URSS (Arachnides), VI (6) : 196-396 (en Russe).

11 — Dubinin (W. B.), 1958. — Au sujet des critères parasitologiques dans la systématique des oiseaux. — *Mém. sc. Univ. Moscou (Ornithol.)*, fasc. 197 : 241-249 (en Russe).

12 — Gaud (J.), 1968. — Acariens de la sous-famille des Dermatophagoidinae récoltés dans les plumages d'oiseaux. — *Acarologia, 10* : 292-312.

13 — Gaud (J.), 1978. — Acariens Sarcoptiformes plumicoles des Oiseaux Coraciiformes d'Afrique, I. Parasites des Meropidae. — *Rev. Zool. afric., 92* : 1023-1052.

14 — Gaud (J.) et Atyeo (W. T.), 1976. — Discordances entre les aires de répartition géographique des parasites et celles de leurs hôtes chez les Sarcoptiformes plumicoles. — *Acarologia, 18* : 329-344.

Source : MNHN, Paris

15 — Gaud (J.) et Atyeo (W. T.), 1978. — Nouvelles superfamilles pour les Acariens astigmates parasites d'oiseaux. — *Acarologia, 19* : 678-685.

16 — Gaud (J.) et Atyeo (W. T.), 1980. — Co-évolution des Acariens Sarcoptiformes plumicoles et de leurs hôtes. — *Acarologia, 21* : 291-306.

17 — Krantz (G. W.), 1978. — A manual of Acarology, 2nd edition. — Oregon St. Univ. Book Stores Inc. Corvallis, Oregon.

18 — Trouessart (E. L.), 1885. — Note sur la classification des Analgésiens et diagnoses d'espèces et de genres nouveaux. — *Bull. Soc. Et. sc. Angers, 15* : 46-89.

DISCUSSION

Kim. — I am very much interested in your work since we are working on the community structures and populations of ectoparasites on murres and kittiwakes from Pribilof Islands.
I would like to know of your collecting techniques of feather mites ?

Gaud. — First, feathers are closely examined and mites collected, and then entire skin including feathers are submerged in alcohol and shake the mites off.
Mites could be collected from dry skins.

Kim. — What pattern of population distribution have you found in feather mites ?

Gaud. — Overdispersed population.

Source : MNHN, Paris

HOST-PARASITE RELATIONSHIPS OF ASCARIDOID NEMATODES AND THEIR VERTEBRATE HOSTS IN TIME AND SPACE

BY

J. F. A. SPRENT

Osche (1958, 1963) presented the ascaridoids as an ancient group in excess of 200 million years old, steadily evolving in parallel with the vertebrates. He recognized that this progress was at times spasmodic or even explosive depending on the availability of host niches for exploitation, a concept further developed by Chabaud (1971) and Petter (1977). Based on Hartwich (1957), Osche formulated a phylogenetic system wherein primitive forms, represented by *Acanthocheilus* originating in selachians, progressed over evolutionary time as an ascending series of more highly evolved forms through fishes, amphibians, reptiles, birds and mammals. Superimposed on the parallel phylogenetic progression, he concluded that there have also been episodes of host-range-expansion (Wirtskreiserweiterung), whereby ascaridoids passed from one phylogenetic group to another and that this was especially achieved among piscivorous host groups.

HOST DISTRIBUTION

Tbere bave been several host lists compiled for ascaridoid nematodes (Stossich, 1896 ; Mozgovoy, 1953), but Osche may have been the first to draw attention to the relative distribution of ascaridoids among the vertebrate groups. He also analysed the ecological and behavioural features of their hosts, noted certain gaps in their host distribution, and pointed out those host groups in which ascaridoids have particularly flourished.

In considering the distribution of ascaridoids among their hosts, it is appropriate to divide them into two categories depending on the mode of nutrition of the host. Species in herbivorous hosts sbow evidence of physiological host-specificity because one particular species may be found to occur only in one or a few bost species in a large host group. For example, *Parascaris equorum* occurs only in the genus *Equus* among the Perissodactyla and other animals grazing on the same pasture are seldom, if ever, found infected with this species. There are species in aquatic herbivorous hosts (e.g. sirenians) and in terrestrial herbivorous hosts (e.g. ox, hippopotamus, beaver, fruit hat, molerat, giant panda, and land tortoise). They are not a uniform group, but an assortment derived from various genera. Their restricted range suggests that herbivorous host groups have not usually provided a fertile field for dispersal. Most of the species probably have a direct life history pattern, infection occurring by ingestion of embryonated eggs, although contamination of food by minute intermediate hosts cannot be ruled out. With some species, such as *Toxocara vitulorum* in cattle and *T. pteropodis* in fruit bats, suckling animals are infected ; in the former, infection is via the mother's milk.

The second category, and this is the great majority of ascaridoids, comprises those which occur in hosts whose main source of food is another animal. Closely related genera such as *Terranova*, *Con-*

Source : MNHN, Paris

tracaecum, *Phocanema*, *Phocascaris*, *Anisakis* and *Galeiceps* occur in an assortment of fish, reptiles, birds, and mammals, whose common feature is their fish diet. This led Osche to formulate his hypothesis of host-range-expansion whereby, through ingestion of immature forms in common prey i.e. fish, adults were able to survive and mature in several different fish-eating host species, and thus widen their host range.

Another feature, related to their host-specificity and probably significant in their evolution, is the ability of some ascaridoid species to survive as adults in both prey and predator. For example, *Hexametra angusticaecoides* occurs in the adult stage both in chameleons and in their predators, the Madagascan boas. *Orneoascaris chrysanthemoides* occurs mainly in frogs, but also occurs in their predators e.g. the night adder. It seems probable that these are not spurious situations, but represent an adaptation whereby survival and continuance of egg-laying can occur in both prey and predator. This adaptation (host-succession-extension) may comprise another method, in addition to host-range-expansion, whereby ascaridoids have been transferred from one host group to a phylogeneticalty different group. This evolutionary "shortcut" from a prey group to a predator group was probably in some instances followed by suppression of the egg-laying stage in the prey host, so that the prey became an intermediate host. Further evidence that this might have occurred is that certain genera have species in prey-type hosts as well as in predator-type hosts, e.g. *Lagochilascaris turgida* in the opossum and *L. buckleyi* in the cougar, *Porrocaecum ratti* in rodents and *P. depressum* in raptorial birds, *Orneoascaris numidicum* in frogs and *O. varani* in monitors, *Toxocara mackerrasae* in rats and *T. cati* in felines. There are also pairs of genera whose structural similarity suggests that the genus in the predator is derived from the genus in the prey e.g. *Heterotyphlum* in fish and *Paraheterotyphlum* in sea snakes, *Orneoascaris* in frogs and *Ophidascaris* in snakes, *Terranova* in fish and *Phocanema* in seals.

The life history pattern of ascaridoids in exclusively carnivorous hosts probably always involves immature stages in tissues of animals which act as prey. These include vertebrates, especially fish, frogs, lizards, and small mammals, and also invertebrates, particularly earthworms, crustaceans, molluscs and insects. Ascaridoids occur as adults not only in dominant predators (sharks, pythons, crocodiles, eagles, tigers), but also in lowly predators (frogs, chameleons, blackbirds, rats). Infection of the definitive host occurs in both these categories through ingestion of immature stages living in the tissues of the prey. In this indirect or heteroxenous life history pattern one or more intermediate hosts are involved, the first intermediate host, usually an invertebrate, ingesting the eggs passed out in the faeces of the definitive host with sometimes a second intermediate host ingesting the first intermediate host. The parasite thus ascends a food pyramid whose complexity varies with the size and dominance of the definitive host, with a narrowing of host-specificity as the pyramid is ascended. These so-called life-pyramids can be marine, freshwater, or terrestrial depending on where the life history is enacted. They offer significant opportunities for both host-range-expansion and host-succession-extension, because the lower echelons of the pyramids in each ecological situation comprise a common pool of animals, arranged in several tiers, with invertebrates at the bottom, the lowly predators in the middle, and the dominant predators at the peaks. Speciation can thus occur across the peaks by host-range expansion and between the tiers by host-succession-extension. There are many variations on this pyramidal multi-tiered life history pattern and there can possibly be loss or addition of hosts at the bottom, in the middle, or at the top of the pyramid.

Distribution in Fishes. Two genera occur exclusively in elasmobranchs (*Acanthocheilus* in sharks and *Pseudanisakis* in rays), seven occur mostly in marine teleosts (*Thynnascaris*, *Raphidascaroides*, *Iheringascaris*, *Heterotyphlum*, *Lappetascaris*, *Aliascaris*, *Paranisakiopsis*). One occurs almost exclusively in freshwater fishes (*Raphidascaris*) and one occurs in both elasmobranchs and teleosts (*Paranisakis*). *Terranova* occurs in elasmobranchs, pigmy sperm whale, and crocodilians; *Goezia* occurs in freshwater and marine teleosts, as well as in crocodiles and sea snakes. *Dujardinascaris* and *Brevimulticaecum*, usually in crocodilians, are occasionally collected from fish. It is difficult to be precise about how widespread all these genera are among fishes, because marine fishes of warm seas and freshwater fishes of the southern continents are inadequately surveyed. The genus *Thynnascaris* occurs in 30 or more families of marine teleosts and reputedly has undergone extensive speciation, whereas

Source : MNHN, Paris

Raphidascaris occupies a similar position in relation to the freshwater fish, occurring in 18 or more families, but has undergone speciation only at the extremities of its geographic range. *Paranisakiopsis* appears to be mainly restricted to the macrourid fishes. Other genera listed above are of indeterminate distribution.

Distribution in Amphibians and Reptiles. Among the Amphibians, ascaridoids have been found in none of the primitive forms and are represented by 3-4 species in the genus *Orneoascaris* occurring in only 6 of the 18 families of anurans, namely Ranidae, Bufonidae, Pipidae, Rhacophoridae, Pelobatidae and Brevicipitidae. Among reptiles they have a wide range, but there is marked variation in the different groups. They do not occur in *Sphenodon* and in lizards they occur only in three out of 18 families (*Orneoascaris* in Tejidae and Varanidae, *Hexametra* in Chameleontidae). In snakes they are better represented ; they are absent from the burrowing snakes, but occur in Hydrophiidae, Boidae, Colubridae, Viperidae, and Elapidae. *Ophidascaris* occurs in most of the terrestrial snakes, *Polydelphis* only in pythons. *Hexametra* occurs in Viperidae, Elapidae and Colubridae, *Travassosascaris* only in rattlesnakes. Depending on the species, infection is acquired through ingestion of frogs, lizards, or small mammals. The ascaridoids of anurans, terrestrial snakes, and lizards are closely related and probably have a common origin, whereas aquatic snakes harbour quite different genera, *Terranova* and *Contracaecum* in freshwater snakes, *Goezia* and *Paraheterotyphlum* in sea snakes. In chelonians there are three distinctly different and unrelated ascaridoids, *Angusticaecum* in land tortoises (the only adult ascaridoid in a herbivorous host outside the mammals), *Krefftascaris* in Australian freshwater turtles, and *Sulcascaris* in marine turtles. Crocodilians harbour a multiplicity of species and genera, about thirty distinct ascaridoid species arranged in eight or more genera being known to occur in these hosts ; most of them belong within the subfamily Heterocheilinae (*sensu* Sprent, 1980), but there are two species of *Terranova*.

Distribution in Birds. Ascaridoids of birds manifest a patchy distribution, many of the passerines and the galliforms, pigeons and parrots having escaped infection. There are two main groups, each comprising a distinct genus. *Porrocaecum* occurs in raptorial birds, such as hawks and owls, but also in several birds which feed on invertebrates (e.g. duck, thrush, starling, plover, crow, ibis, crane, etc.). *Contracaecum* occurs in fish-eating birds (gulls, cormorants, pelicans, herons, etc.).

Distribution in Mammals. Host distribution of adult ascaridoids in mammals has been recently discussed by Petter (1977) and she indicated that there are noteworthy gaps in their distribution. In most mammalian orders they are sparsely represented. They are not recorded in Prototheria (the record of *Ophidascaris radiosa* in *Echidna* by Schneider cited by Osche (1958) and Petter (1977) refers to a snake, *Bitis* [= *Echidna*], not an echidna). Among marsupials they are recorded in only 2 out of 8 families i.e. *Lagochilascaris* in Didelphidae in South America and *Baylisascaris* in Dasyuridae. In Insectivora the only recorded species is *Galeiceps cucullus* in the fish-eating *Potamogale*. In Edentata there is one species in Dasypodidae and in Chiroptera there is one species (*T. pteropodis*) in fruitbats. In Primates there are two species (*Ascaris peiti* in the " aye aye ", *Daubentonia*, in Madagascar, and *Ascaris lumbricoides* in man and apes). Ascaridoids are not known for certain in Pholidota, Lagomorpha, Tubulidentata, Dermoptera, or Proboscidea. Their occurrence in Artiodactyla consists of a few species scattered throughout the order, *Toxocara vitulorum* in *Bos*, *T. hippopotami* in *Hippopotamus*, *Ascaris suum* in *Sus*, *A. phocochoeri* in *Phacochoerus*, *A. mozgovoyi* in *Rangifer*. The Rodentia harbour several different ascaridoids but only in 5 out of 30 or more families ; *Baylisascaris* and *Ascaris* occur in the northern rodents (beaver, muskrat, molerat, squirrel and marmot), whereas *Porrocaecum* and *Toxocara* occur in South East Asian rodents. Some mammalian orders harbour unique genera, such as *Crossophorus* in Hyracoidea, *Heterocheilus* and *Paradujardinia* in Sirenia. As particularly stressed by Osche, fish-eating mammals in several orders tend to harbour closely-related ascaridoids. Cetacea harbour *Anisakis* and *Pseudoterranova*, Pinnipedia harbour *Contracaecum*, *Phocanema* and *Phocascaris*, otters and a fish-eating insectivore harbour *Galeiceps*. As was stressed by Osche (1958) and Petter (1977), it is only in the Carnivora that there is evidence of extensive radiation of ascaridoids in mammals. Many fissipede genera harbour one or more characteristic, but closely related ascaridoid species, for example *Baylisascaris transfuga* in *Ursus* and other bears, *B. procyonis* in *Procyon*, *B. schroederi* in *Ailuropoda*, *B. columnaris* in *Mephitis*, *B. devosi* in *Martes*, *Tozocara cati* in Feli-

Source : MNHN, Paris

dae, *T. canis* in Canidae, *T. suricattae* in Viverridae. There are also several other species occurring in particular fissipedes with a limited range in particular locations, e.g. *T. melis* in badger, *T. vajrasthirae* in the hogbadger, *T. tanuki* in the raccoon dog, *T. alienata* in the coati and *Toxascaris versterae* in hyenas. It seems likely that infection is mainly spread through ingestion of rodents or other prey.

In summary, host distribution of ascaridoids is widespread, involving all the main vertebrate groups, but within these groups there is considerable variation in host distribution. Apart from the crocodilians, in which they have been reported in almost all the known species, and the fishes, in which the full extent of their radiation is not known, ascaridoids are of patchy incidence within the vertebrate classes. Distribution is not indicative of a gradual adaptive radiation throughout the vertebrates, but rather of a series of random, haphazard excursions. Successful exploitation appears to have depended on feeding habits and behaviour of the host group. Although there have been a few instances of successful exploitation of herbivorous hosts, these are mostly in mammals and have resulted in narrow host-specific host-parasite relationships with little or no radiation in the host group. Most success has been achieved with carnivorous hosts, especially with the fish-eaters, the frog-eaters and the rodent eaters. They occur most consistently in predators such as sharks and rays, freshwater and marine teleosts, crocodilians, snakes, raptorial and fish-eating birds, toothed whales and Carnivora.

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

In discussing geographical distribution, it is appropriate to divide the group into two ecological subgroups, the first comprising genera in hosts more or less unrestricted, the second comprising genera in hosts whose distribution is now restricted by geographical barriers, i.e. freshwater and terrestrial hosts.

The first group of genera are mostly in marine hosts and, as far as present knowledge indicates, many marine species extend throughout the range of their hosts. Nevertheless some speciation has occurred in marine hosts, especially in hosts which have for some reason become isolated ecologically or separated geographically. For example, the freshwater dolphin *Inia geoffrensis* of the Amazon has a distinctly different species of *Anisakis* from the species in its marine relatives. The Caribbean and Amazonian manatee have a different species of *Heterocheilus* from the Senegal manatee. According to Davey (1971) *Anisakis typica* is found in whales in warm water, whereas *A. simplex* occurs mostly in cold water. More data is required on the geographical distribution and speciation of genera occurring in elasmobranchs (*Terranova, Paranisakis, Acanthocheilus, Pseudanisakis*) and in teleost fishes (*Paranisakiopsis, Thynnascaris* and related genera). It seems possible but is certainly not proved that these genera occur wherever their particular host groups occur. Similarly *Paraheterotyphlum* and *Sulcascaris* probably occur wherever sea snakes and sea turtles occur, *Contracaecum* in cormorants, pelicans and fish-eating sea birds, *Paradujardinia* in dugongs, *Heterocheilus* in manatee, *Contracaecum* and *Phocanema* in seals, and so on. Although records are scanty for some regions, *Porrocaecum* in birds of prey and *Contracaecum* in fish-eating birds can probably also be placed in this unrestricted category because of the mobility of their hosts. Ascaridoids of domestic animals and man also have a potentially world-wide distribution.

Ascaridoids of terrestrial and freshwater hosts tend to show a discontinuous geographical distribution. An exception is *Goezia* whose species not only occur in a wider range of hosts, but have been reported in a wider range of ecological situations and over a wider geographical range than any other genus. There are a few genera whose species extend almost to the full range of their host groups, e.g. *Ophidascaris* in snakes, *Dujardinascaris* and *Terranova* in crocodilians, but most genera fall into categories based on their restricted distribution pattern as follows :

1) *Holarctic pattern.* Extensive east-west, but less extensive north-south dispersal. This pattern occurs with *Raphidascaris* in freshwater fishes and several genera (*Toxascaris, Toxocara, Bay-*

Source : MNHN, Paris

lisascaris) in placental carnivores. There is some spread into Africa, but little into South America and Australia.

2) *Old World Tropical pattern.* Main distribution in land masses (excluding Madagascar) bordering the Indian Ocean. This pattern occurs with *Ophidascaris* and *Polydelphis* in pythons, *Multicaecum* and *Gedoelstascaris* in crocodiles, *Orneoascaris* in monitors, frogs and toads, and to a more limited extent with *Tozocara* in rodents and fruitbats.

3) *South Atlantic pattern.* Main distribution in South America and Africa, with extension ol some genera into Eurasia or North America. This pattern occurs with *Angusticaecum* in tortoises, *Brevimulticaecum* and *Orileppascaris* in crocodilians and *Lagochilascaris* and *Galeiceps* in Carnivora.

4) *New World pattern.* Exclusive to Americas with variable north-south dispersal. There are surprisingly few ascaridoid genera recorded in freshwater fish in the southern parts of this region ; they mostly belong to genera containing other species in reptiles (*Goezia, Brevimulticaecum,* and *Terranova*) ; there are no species recorded in amphibians. Indigenous genera in reptiles include *Travassosascaris* in crotaline snakes, *Brevimulticaecum* in caiman and alligator and " *Orneoascaris* " *alatum* in the tejid lizard *Tupinambis*. Whereas pythons have been shown to be infected with seven different *Ophidascaris* spp. the boas of South America (as well as those from Madagascar and New Guinea) have not been found to carry *Ophidascaris*. In snakes, *Hexametra, Travassosascaris* and *Ophidascaris* are well-established genera in South American colubrid and/or viperid snakes and their species bear a close resemblance, if they are not identical, to species in North American snakes. *Travassosascaris* is found only in America, whereas *Hexametra* extends to Africa and Asia. Excluding those species occurring in man and domestic animals, all of which seem likely to have arrived with European man, there are few indigenous ascaridoid species occurring in South American mammals. They include " *Ascaris* " *dasypodina* in Dasypodidae, *Tozocara alienata* in Procyonidae, *Lagochilascaris turgida* in Didelphidae, and *Galeiceps longispiculum* in otters. The closest relatives of the last three of these species are in Africa. Several ascaridoid species, well-established in North American mammals, appear to be rare or absent in related mammals of South America. This is unexpected in view of the probability that many mammals moved southwards when a land bridge became established. *Crocodylus acutus* in Central America harbours two species (*Dujardinascaris helicina* and *Terranova crocodili*) which are less closely related to those reported from the alligator and caimans than to those occurring in African crocodiles.

5) *Indo-Australian pattern.* Freshwater fishes in Australia are mostly secondarily adapted to freshwater ; some of these carry *Goezia*. The only ascaridoid known in a primarily lreshwater fish is a species found in an osteoglossid fish (*Scleropages*) and is related to species in crocodiles. There are no published records ol species in anurans further east than New Guinea. Crocodiles harbour species in genera common to Africa (*Dujardinascaris, Gedoelstascaris, Terranova, Multicaecum*). The only genus (*Krefftascaris*) indigenous to the Region contains a single species in freshwater turtles. Genera in pythons, elapid snakes and varanid lizards (*Ophidascaris* and *Orneoascaris*) contain species which are distinct, but closely related to species in related hosts in Asia and Africa. *Hexametra* has not been recorded in Australian snakes. Australian marsupials, except for Dasyuridae, appear to have escaped infection. The species in dasyurids is a puzzle because its nearest relative occurs in Holarctic Mustelidae. There is insufficient evidence to indicate whether the dingo or the Australian Ahorigine harboured ascaridoids before the advent of European man. Apart from man and domestic mammals, two groups ol placental migrants to Australia harbour ascaridoids ; these are *Tozocara mackerraeae* in rodents and *T. pteropodis* in fruit bats. The distribution of ascaridoid species in rats (*Porrocaecum ratti* and *Tozocara* spp.) appears to be restricted to India, South-East Asia and Northern Australia. *P. ratti* occurs in India and Thailand whereas *T. mackerrasae* occurs in Queensland and Thailand ; *T. apodemi* occurs in Korea. Distribution in bats is even more restricted ; fruit bats are infected in New Caledonia and Queensland, but further data is needed on the extent of distribution of *T. pteropodis* throughout the range of fruit bats ; this species appears to be the only naturally occurring ascaridoid in Oceania ; there are none in New Zealand.

6) *Equatorial pattern.* Distribution ol ascaridoids in snakes (other than Boidae) and Croco-

Source : MNHN, Paris

dilians, extends more or less uniformly throughout the whole of their hosts' range which is now mainly in the equatorial regions. This applies to the genera *Terranova* and *Dujardinascaris* in crocodilians and to *Ophidascaris* in snakes (other than boas).

7) *Madagascar pattern.* Like other islands (Japan, Philippines, New Zealand), Madagascar has a paucity of ascaridoid species. None have been described in freshwater fish and although species in these genera are present in Africa, *Orneoascaris* has not been found in anurans, *Angusticaecum* in tortoises, or *Toxocara* in viverrids. Moreover, in spite of their widespread occurrence in pythons in Africa and India, *Ophidascaris* and *Polydelphis* have not been reported from the Malagasy boas. On the other hand crocodiles have a species of *Dujardinascaris*, chameleons have a species of *Hexametra*, and colubrine snakes have a species of *Ophidascaris*, each closely resembling or identical with African species. There is one endemic species, *Ascaris petiti* in a lemur.

In summary, the geographical distribution of Ascaridoidea is overwhelmingly concentrated in the Holarctic, Oriental and Ethiopian Regions. All the ascaridoid genera are represented in these regions, except for one in the Neotropical and one in the Australian Region. There is no indication of Gondwana distribution ; with few exceptions, the ascaridoid fauna of the Australian Region appears to have been carried by migrants from South-East Asia. Whereas species in crocodilians and snakes of South America are mainly close to North American forms, affinity of species in South American mammals and tortoises is mainly with African species. Ascaridoids of freshwater fishes in both South America and Australia appear to be more closely related to those occurring in crocodilians than to those in freshwater fishes in more northerly parts of the world.

COMMENT

The present writer tends to agree with Hartwich (1957) that the time is not ripe for speculation on the phylogeny of ascaridoids, because, lacking fossil evidence, our knowledge of host and geographical distribution is not sufficiently comprehensive or precise.

Being virtually absent from the most primitive members of each vertebrate class, from most burrowing and arboreal forms, and being relatively rare in herbivorous animals, the evidence does not support Osche's concept that ascaridoids are endowed with the adaptive ability to progress by parallel evolution throughout the vertebrates. Indeed it is abundantly evident that their host distribution has been determined for the most part by ethological and ecological rather than phylogenetic factors. On the other hand, without prejudice to the question of their actual origin, it seems reasonable to agree with Osche that the ascaridoids originated in aquatic animals and progressed from aquatic to terrestrial hosts. Having agreed to this, one is faced with selection of the aquatic vertebrate group most likely to have been their original hosts. Osche selected the selachians, but morphological considerations apart, distribution does not support this. Although they occur in several selachian families, the four ascaridoid genera involved are not a uniform group and the extent of their speciation is quite meagre. Freshwater fishes are an even less convincing choise, because the predominately northerly incidence of infection and the low extent of speciation in the single genus mainly involved (*Raphidascaris*) indicates a relatively recent invasion, probably after the freshwater fishes of the southern continents became separated. Marine teleost are a more likely selection because there is good evidence for widespread dispersal, with several genera and many species in these hosts, but we do not yet known the extent of their incidence in this host group. The anurans are unlikely as ancestral hosts because of their relatively late appearance and because of the very limited incidence of ascaridoids throughout the group as a whole. The chelonians too, with their three disparate ascaridoid genera, seem unlikely candidates. On the whole, it seems that the best case can be made for the Crocodilia, the grounds being that their ascaridoids are of relatively small size (a primitive feature according to Osche) and distributed throughout the whole geographic range of

Source : MNHN, Paris

the host group. There are almost as many genera of ascaridoids in crocodilians as there are in the host group and they are of uniform structure. Even if the Crocodilia was not the original host group, this multiplicity of genera and species indicates that extensive dispersal occurred in this group.

Accordingly, the present writer would modify the proposals of Osche and, incorporating some of the concepts of Chabaud (1971) and Inglis (1965), present the following, admittedly speculative, concept of the evolution of ascaridoids. As mentioned above, the crocodilians are regarded as the most likely host group to have brought the ascaridoids to the Tertiary epoch ; possibly they were forms similar to the present Heterocheilinae (*sensu* Sprent, 1980) and throughout the Tertiary these forms may have given rise to the forms in amphibians and terrestrial reptiles, birds and mammals. Moreover it seems likely that the centre for this radiation was the Old World Tropics, especially the deltas and estuaries of the great rivers. It is possible that there was already emerging another ascaridoid line in marine fishes, contemporary with the line in Crocodilia, and that these forms gave rise to the forms in freshwater fishes, and marine reptiles, birds and mammals. A diphyletic origin cannot be ruled out.

At first there was possibly a basic life history pattern involving a definitive host (crocodile) and an invertebrate (crustacean). However, with the ever-widening array of potential hosts, those animals which shared the crocodiles' diet were probably exploited as new definitive hosts through host-range-expansion. Aquatic life history pyramids would have been emerging, especially involving estuarine, freshwater and marine fish, whereby more dominant predator fish, marine reptiles, birds and mammals, were reached through host-succession-extension. It was the arrival of frogs, and later rodents, which were likely to have provided particular scope for establishment of terrestrial life history pyramids, whereby with ever-increasing opportunities for predation, monitors and snakes, raptorial birds, and mammalian carnivores could be reached by host-succession-extension, and new phases of radiation opened up.

Geographical distribution patterns indicate that during the main radiation of the ascaridoids, the disposition of the continents was much as it is today. Considerable migrations of host animals were afoot in the Tertiary and in some instances ascaridoids were no doubt carried with them, for example by snakes to Australia and South America, by carnivorous mammals to the northern regions. But in other instances, where definitive hosts were lowly predators like frogs and rats, ascaridoids were evidently lost in transit and defaunation resulted ; so that these animals now act as definitive hosts for ascaridoids only where they originated i.e. in parts of the Old World Tropics. In other parts of the world, frogs and rodents now play the role of intermediate hosts, although a few herbivorous rodents have become secondarily infected, especially in the Holarctic Region.

Defaunation appears to have occurred especially in relation to island fauna, but discontinuous distribution had probably also resulted from extinction of hosts in part of a parasite's range, for example the discontinuous distribution of *Angusticaecum holopterum* was probably caused by extinction of its testudinid host in North America.

The evidence based on distribution indicates that, although they may have evolved in parallel with some host groups, the mainstream of ascaridoid evolution has been effected through (a) establishment of life history pyramids in marine, freshwater, and terrestrial environments, (b) exploitation of hosts which could be reached within the framework of these pyramids by the processes of host-range expansion and host-succession-extension.

REFERENCES

Chabaud, A. G., 1971. — Evolution of host-parasite adaptation in nematodes of vertebrates. *International Journal for Parasitology, 1*, 217-221.

Davey, J. T., 1971. — A revision of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda : Ascaridata). *Journal of Helminthology, 45*, 51-72.

Source : MNHN, Paris

Hartwich, G., 1957. — Zur Systematik der Nematoden-Superfamilie Ascaridoidea. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere, 85*, 211-252.

Inglis, W. G., 1965. — Patterns of evolution in parasitic nematodes. *In* : A. E. R. Taylor. *Evolution of Parasites*. Third Symposium of the British Society for Parasitology, pp. 79-124. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Mozgovoy, A. A., 1953. — [*Essentials of nematodology. Vol. II. Ascaridata of animals and man and the diseases they cause.*] Pt. I, 351 pp. ; Pt. II, 616 pp. Moskva, Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR.

Osche, G., 1958. — Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea (Nematoda) : Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt. *Zeitschrift für Parasitenkunde, 18*, 479-572.

Osche, G., 1963. — Morphological, biological, and ecological considerations in the phylogeny of parasitic nematodes. *In* : E. C. Dougherty, Z. N. Brown, E. D. Hanson & W. D. Hartman, editors. *The lower metazoa : comparative biology and phylogeny*, pp. 283-302. Berkeley and Los Angeles, University of California Press.

Petter, A. J., 1977. — Essai d'interprétation de la répartition des ascaridoidea chez les mammifères. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, 52*, 151-158.

Stossich, M., 1896. — Il genere Ascaris Linné. Lavoro monografico. *Bollettino della Società Adriatica di Scienze Naturali in Trieste*, **17**, 9-120.

Sprent, J. F. A., 1980. — Ascaridoid nematodes of sirenians — the Heterocheilinae redefined. *Journal of Helminthology, 54*.

DISCUSSION

Anderson. — We have moved far from the idea that ascaridoids in elasmobranches are primitive. Would you care to comment ?

Sprent. — I am unimpressed with the elasmobranchs as ancestral hosts because they appear to have only one endemic species in sharks and only three in rays. These do not appear to belong to a uniform group and may be aberrant rather than primitive. Moreover, their other ascaridoids such as *Terranova* are shared with other aquatic hosts.

Beveridge. — Do you have any comment to make about the possible origin of *Baylisascaris tasmaniensis* in the Tasmanian devil (*Sarcophilus*) ?

Sprent. — *Baylisascaris* is essentially a genus of northern carnivores, especially mustelids. It also occurs in South America. The most obvious possibility for its presence in a marsupial is that it was introduced with infected eutherians into Tasmania. Otherwise I have tentatively suggested a possible relation between the marsupial carnivores and the creodonts, but beyond this I have no explanation.

Schad. — With reference to the possibility that *Baylisascaris tasmaniensis* is a recent introduction into Tasmania — perhaps with ferrets imported from Europe. Why not infect some ferrets ? Perhaps it could be shown that *B. tasmaniensis* is merely a host determined variant of an holarctic *Baylisascaris*. Or perhaps it might prove to be a close relative of such a species — indicating rapid speciation in Australia.

Sprent. — *B. devosi* is the only species actually grown in ferrets experimentally and its development could be compared with that of *B. tasmaniensis*. I am convinced that *B. devosi* and *B. tasmaniensis* are separate species and that the latter is more different from the lormer than the former is from other species in the genus.

Inglis. — I like your pyramid story which, if I have understood it fully, must mean that the evolution of the ascaridoids did not depend on the evolution of their final hosts. It must, I think, have depended on the infestation of a " new " host higher in the lood triangle, either by the initial final host acting as an intermediate host or by a new intermediate host being picked up, either of which led to the isolation of the final host and its parasites. From this " new " parasite and host complex the ascaridoids would continue their spread and evolution. Have I understood your theory accurately and how much do we know about the host specificity of the intermediate hosts, when they exist ?

Sprent. — I am suggesting (and again I stress it is speculation based on evidence which needs strengthening)

Source : MNHN, Paris

tbat ascaridoids evolved independently of their hosts. I envision an evolution witbin the pyramids in two directions, one horizontal, the other vertical, each determined by feeding habits. In the horizontal directions in the second tier we have "host-range expansion" through sharing juvenile stages in the invertebrate prey. In the vertical direction we bave "host-succession-extension" through adults in prey surviving in the predator after the prey has been eaten, egg laying being thus continued. The two host pattern now can become a three host pattern by subsequent suppression of the adult stage in the prey host. Host range expansion now can proceed at the top of the pyramid as it did in the second tier, so that multiple pyramids like a range of mountains are established with dominant predators on the peaks and an assortment of intermediate bosts within the massif.

Chabaud. — Je suis très heureux de voir que le Prof. Sprent tend à considérer les Crocodiles comme bôtes fondamentaux des Ascarides.

Les Crocodiles (et, parfois, les Tortues) apparaissent de plus en plus comme des hôtes privilégiés dans l'étude de groupes parasitaires variés. Ce sont par excellence des « hôtes anciens » car les représentants actuels diffèrent peu des formes de l'ère secondaire. Nous y retrouvons les ancêtres de beaucoup de groupes parasitaires (Coccidiomorphes, Filaires, Spirurides, Ascarides...).

Inglis. — I concur with Prof. Chabaud and like Prof. Sprent's story about crocodiles since there is no convincing evidence to show that freeliving marine nematodes have ever given rise to parasites. Nematodes have become parasitic from two groups of very different free-living nematodes, Rhabditida and Dorylaimida, both of which are almost wbolly fresh-water or soil living. My picture would be of an origin in or near the edge of a body of freshwater, in a lake or estuary. In any case, the ascarids (certainly) and probably all nematode parasites developed relatively late in geological time.

Anderson. — I agree with Dr. Inglis. The implications seem clear : namely, that nematodes did not invade vertebrates until the evolution of the tetrapods. I personally believe ascaridoids had a terrestrial origin in vertebrates, developed heteroxenity and then transferred successfully to the aquatic milieu. I suggest the first intermediate hosts were vertebrates.

Sprent. — I feel that I am not qualified to comment on the aspects which concern the origin of the group because I am not sufficiently well versed on related groups. I did once suggest that ascaridoids might have been derived from free-living marine nematodes but evidently stuck my neck out too far. From the point of view of the diversity of hosts and tbeir present distribution I would propose the estuaries of the great rivers of the old world tropics as the birth place of the ascaridoids.

Anderson. — I can understand the presence of ascaridoids in aquatic hosts if one starts with heteroxenous life-cycles — this is also the way certain lungworms were able to transfer to the marine environment with whales and seals. You have started, bowever, with an heteroxenous life cycle involving crocodiles and crustaceans, which is already rather advanced, wbat do you imagine was the situation prior to that ?

Sprent. — I agree that I have started with an heteroxenous cycle but that does not prejudice the possibility that there may bave been a previous monoxenous cycle (I have always favoured the idea that there was one in a crustacean). As regards crocodiles, we do not know how they acquired their ascaridoids but in northern Australia, *C. porosus* acquires them when only 12 inches long and the 3rd stage larvae are extremely small (a few mm). Tbeir diet appears to have been mainly crustacea and I think it may not be a " complex cycle " but just a simple two bost pattern.

Czapliński. — What is your opinion about *Toxocara pearsei* which has been found in shrimps as an adult form. What is the general tendency of the life cycles of ascaridoids including (a) those in intermediate hosts (or hosts) in aquatic animals and (b) monoxenous forms in some terrestrial animals ?

Sprent. — *T. pearsei* was described by Chitwood but the specimens no longer exist. It would be very important if such a species existed because it would lend support to the concept that crustaceans were the original hosts of ascaridoids as I have suggested previously but without any support.

Prof. Anderson would I think agree to my envisioning an original monoxenity but this has become for almost all ascaridoids a two or three host pattern based on the life history pyramids. In three host aquatics pyramids, where known, there is often but not always a crustacean and a fish intermediate host. In terrestrial pyramids, there is usually a frog or a rodent and perhaps an invertebrate. But it is difficult to generalize, because so few life history patterns have been elucidated. In the relatively rare instances where non-carnivorous animals have become hosts for ascaridoids, special adaptations have evidently occurred, intermediate hosts have been lost and secondary monoxenous cycles have been established, transmission being effected through the placenta, milk, or through tracheal migration.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

NEMATODE PARASITES OF FROGS

BY

M. R. Baker

Only a portion of the secernentean nematode parasite fauna of frogs has been described. Particularly in tropical Asia and Australia parasites of frogs have been little studied. The taxonomy of frogs has been considerably modified in recent years and the identity given for the host is often doubtful even in recent parasite surveys. The systematic relationships of many frog groups are still debated. Finally virtually none of the nematode groups occurring mainly in frogs are host specific, either to a species or particular group of frogs. For these reasons an analysis of parasite-host specificity and evolution is difficult.

Nematodes Shared with Other Vertebrates.

A brief comparison of the nematode parasites of anurans with those of reptiles, fish, mammals and birds shows the extent to which their nematode parasites may be shared with the various vertebrate groups.

Reptiles.

Many of the groups occurring in amphibians also occur in reptiles and it is often difficult to determine in which of these host groups the parasites evolved, i.e. Rhabdiasidae, Maxvachoniinae, Kathlaniinae, Oxyascaridiinae, Atractidae, Meteterakinae, Molineinae, Mertensinematinae, Hedruridae, Spiroxyinae, Thubuneinae.

Fish.

Several groups are shared with fish. For example the Pharyngodonidae, Kathlaniinae, Atractidae, Quimperiinae, Hedruridae have given rise to evolutionary lines in fish as well as amphibians, although it may be noted that Pharyngodonidae are derived from parasites of insects, and Kathlaniinae, Atractidae, Quimperiinae probably evolved in amphibians and reptiles. The Hedruridae are a specialized group (1 genus) which may be ancient; it is cosmopolitan in distribution and has been recorded in anurans, urodeles, turtles, lizards and fish. Cosmocercinae in fish (2 species) are all recent captures or accidental parasites, whereas Camallanoidea (representatives of three genera) and Cystidicolidae (2 species of *Spinitectus*) in amphibians are all captures from groups evolving in fish. That nematode parasites of amphibians and fish include so many common elements is probably due to their similar ecological requirements.

Mammals and Birds.

Amphibians share a number of nematode groups with mammals (i.e. Strongyloididae, Pharyngodonidae, Cruziinae, Atractidae, Meteterakinae, Molineinae, Physalopteroidea) but few with birds

Source : MNHN, Paris

(Strongyloididae, Physalopteroidea). As mentioned before, Pharyngodonidae are derived from insect parasites. Strongyloididae are essentially parasites of mammals whereas Meteterakinae, Atractidae and the most primitive Molineinae are parasites of amphibians and reptiles. Cruziinae and Physalopteroidea have a very wide host range and their evolutionary host group associations are not clear.

Anurans and Nematode Parasite Evolution.

Nematode parasites of the higher vertebrates often occur in particular host groups or host groups which evolved in the same geological period. They are thus of interest for analysis of specificity and evolution (see other communications in this symposium). That this is not as evident for nematodes of frogs may be due to a number of factors. The modern frog families are believed to have been derived from Cretaceous or even older frog groups some of which survive to the present day (i.e. Leiopelmatidae, Pelobatidae, Discoglossidae, Myobatrachidae) (see Laurent 1980). These ancient frogs are apparently physiologically little different from the more recent forms and it can be assumed they offer the same parasite niches. Thus there is a continuity in frog evolution which is relatively ancient, whereas modern mammals for example are essentially Tertiary in evolution and their various evolutionary lines have diversified considerably in ecological and physiological requirements. It is probable that the parasite groups present in diverse anuran families may have been acquired directly from common ancestors. Also it seems reasonable to presume that the longer a series of biologically homogeneous vertebrates have been in existence, the more their parasite faunas will be characterized by exchanges, relicts, and recent and older " captures ".

The Subfamily Cosmocercinae.

To illustrate the kind of information available to herpetologists studying anuran evolution, a subfamily of Cosmocercinae (Order Ascaridida) occurring in a variety of anurans as well as more rarely in other vertebrates will be examined in detail. The Cosmocercinae are of interest to parasitologists in that they are morphologically the most primitive group in the Cosmocercoidea. This superfamily is believed to represent an early stage in the evolution of secernentean parasites from the presumed free-living rhabditoid ancestors (Chabaud 1974).

Cosmocercinae in frogs are divided into six genera (95 species). The specialized monospecific genus *Dollfusnema* in a South American amphisbaenian is not considered herein. The geographical distribution and host groups are given in figure 1 and Table 1.

Hosts.

The Cosmocercinae have been reported in the three amphibian orders Anura, Urodela, and Gymnophiona, as well as from lizards, amphisbaenians, turtles, snakes and rarely in freshwater fish and terrestrial molluscs. The majority of reports, however, are from anurans and it is likely that the subfamily evolved in this group. The one possible exception of the genus *Raillietnema*, with nearly half the species occurring in reptiles, can be explained as speciation occurring after the establishment of this genus. Thus all of the eight *Raillietnema* spp. reported from reptiles occur in Africa and Madagascar, five in the Family Chamaeleonidae. Chamaeleons are specialized lizards which occur only in Africa, Madagascar, the Mediterranean region, Arabian Peninsula and India, whereas *Raillietnema* occurs widely in all tropical zones.

Most cosmocercoid species are little host specific. For example, *Aplectana macintoshii* has been reported from six families of frogs, a lizard and a snake.

One large group of primitive frogs, the Pipidae, are reported only once with cosmocercoid parasites (unpublished information). This is apparently because the Cosmocercinae are adapted to transmission in moist terrestrial conditions whereas most pipids are adapted to life as adults in water (i.e. *Xenopus*). This same ecological barrier also may explain the rarity of the Cosmocercinae in freshwater fish and the fact that there is only one record from anuran tadpoles.

Source : MNHN, Paris

Fig. 1. — Locality records for Subfamily Cosmocercinae genera with representatives in Anurans.

Source : MNHN, Paris

TABLE 1. — Number of cosmocercoid species reported in anuran families and other host groups.

	Raillietnema	*Aplectana*	*Oxysomatium*	*Cosmocercoides*	*Cosmocerca*	*Cosmocercella*	Total
No. Species in Genus	18	33	3	12	24	5	95
Pipidae	—	—	—	—	1	—	1
Discoglossidae	—	3	2	—	2	—	7
Pelobatidae	—	2	1	—	2	—	5
Myobatrachidae	—	—	—	—	2	—	2
Rhinodermatidae	—	1	—	—	1	—	2
Leptodactylidae	1	6	—	—	4	—	11
Bufonidae	2	16	2	5	9	—	34
Hylidae	1	4	1	1	4	3	14
Hyperoliidae	—	2	—	—	—	—	2
Ranidae	1	9	1	5	10	—	26
Microhylidae	2	2	—	1	1	—	6
Urodela	—	2	1	2	2	—	7
Gymnophiona	2	1	—	—	—	—	3
Reptiles	8	8	2	1	1	1	21
Fish	1	1	—	—	—	—	2
Molluscs	—	—	—	2	—	—	2

Other primitive frog groups with more terrestrial habits have often been recorded as hosts, i.e. Discoglossidae — *Discoglossus*, *Bombina*, *Alytes* of Europe ; Pelobatidae — *Pelobates* of Europe, *Scaphiopus* of Mexico, *Leptobrachium* of Malaya (new host record : *Cosmocerca ornata* in *L. hasselti* — MNHN no. 3KL) ; Myobatrachidae — *Limnodynastes* of Australia ; Rhinodermatidae — *Rhinoderma* of Chili.

Geographical Distribution.

The number of species reported from the various zoogeographical zones are as follows : Palaearctic 20, Nearctic 7, Neotropical 33, Ethiopian 21, Oriental 21, Australian 2. That only two species are known from Australia is probably due to lack of information : both species occurring there belong to a highly evolved genus and the hosts are primitive endemic frogs (Myobatrachidae). Seven species have been reported in more than one zoogeographical zone : *Cosmocerca ornata* and *Aplectana macintoshii* in the Palaearctic, Ethiopian and Tropical zones ; *Aplectana hylambatis* in the Ethiopian and Neotropical zones ; *Aplectana chamaeleonis* in the Ethiopian and southern Palaearctic (North Africa and southern France) ; *Aplectana hamatospicula* in the northern Neotropical and extreme southern Nearctic zones ; and *Raillietnema multipapillata* and *R. loveridgei* in the Etbiopian and Tropical zones. The wide geographical distribution of these species, except possibly *A. hylambatis* and the *Raillietnema* spp., probably relates to relatively recent movements of frogs. Both the *Raillietnema* spp. were reported in gymniophones ; the other species are frog parasites.

Systematic Relationships.

The Cosmocercinae of frogs form a homogeneous group, but with characters of the male caudal end and female reproductive system, an evolutionary sequence may he hypothesized. Thus three primitive genera (*Raillietnema*, *Aplectana*, *Oxysomatium*) with simple male caudal papillae may be

Source : MNHN, Paris

opposed to three more highly evolved genera (*Cosmocercoides*, *Cosmocerca*, *Cosmocercella*) with some papillae in the form of rosettes, plectanes or vesiculated papillae.

Oxysomatium differs from all other genera in having ovaries on either side of the vulva. It is closest to *Aplectana* and may be considered to represent a small group of vicariant species in North Africa, Western Europe and Eastern Europe which evolved from *Aplectana* (see Baker 1981). *Raillietnema* spp. are relatively small worms with few, large eggs in the uteri, whereas *Aplectana* are usually larger in body size and with many relatively small eggs in the uteri. One or two species tend to be intermediate, but the genera are useful in dividing an otherwise unwieldy group of species into two groups which differ in geographical distribution and probably in biological requirements. They thus probably represent two separate phyletic lines. *Raillietnema* may be considered more primitive because its relatively small female reproductive organs and large eggs more closely resemble the presumed rhabditoid ancestor.

Aplectana acuminata from Western Europe has a number of preanal caudal papillae in males surrounded by minute punctations. This may represent an early stage in the evolution of rosette papillae and this indicates *Cosmocercoides* evolved from *Aplectana*. Similarly *Cosmocerca* may have evolved from *Cosmocercoides* by elaboration of rosette papillae into plectanes. *Cosmocerca* is further distinguished by hypertrophy of the gubernaculum and reduction in spicule size. All *Cosmocercella* spp. have a female reproductive system similar to *Raillietnema*, suggesting a relationship between these genera. The rosette ornamentation on the vesiculated caudal papillae of the American *Cosmocercella* spp. may resemble the rosette papillae of *Cosmocercoides* by convergence.

Zoogeography.

The following observations indicate that the wide distribution of the Cosmocercinae may be related to continental movements rather than recent dispersal of frog groups such as the Bufonidae and Ranidae.

1) *Raillietnema*, the most primitive genus, has a wide tropical distribution mainly on Gondwanaland land masses.

2) In Central and South America, Africa and Western Europe there is a group of *Aplectana* spp. sharing several distinctive characters which are most unlikely to have evolved by convergence and which easily differentiates the group from other species in the genus. Thus *A. pudenda*, *A. itzocanensis*, *A. hoffmani*, *A. bonariensis* (American distributions), *A. brygooi*, *A. courdurieri*, *A. brumpti*, *A. chamaeleonis* (Old World) all have robust spicules with an alate or membranous structure on the distal end, a large gubernaculum, a similar number and distribution of caudal papillae, and probably a similar anterior end with twelve cephalic and labial papillae. One other species with this morphology (or two morphologically indistinguishable species), *A. hylambatis*, apparently occurs both in Africa and South America. If one postulated a recent origin for this group in either Africa or South America, then it is difficult to explain its absence from the regions (eastern Palaearctic, Oriental zone, western North America) through which it would have had to pass to be present both in South America and Africa today. The distribution is more easily explained if the group evolved before the separation of South America and Africa.

3) No single family of frogs extant today is as widely distributed as the Cosmocercinae.

4) Some cosmocercoids have been reported only or mainly in primitive frogs, i.e. *Aplectana chilensis* and *Cosmocerca chilensis* in Rhinodermatidae of Chili, *Aplectana hoffmani* and *A. itzocanensis* in Pelobatidae of southern Mexico, *Aplectana leesi* in Discoglossidae of various Mediterranean islands, *Cosmocerca limnodynastes* in Myobatrachidae of Australia, indicating a long host-parasite relationship. Primitive frogs represent only a small proportion of the actual fauna.

Following these observations one could reasonably postulate that the Cosmocercinae were a fully established group of parasites by the end of the Mesozoic when the continents began to assume their present configuration. This corresponds to the period when the primitive frog groups were giving rise to the more " modern " families (see discussion in Laurent 1980).

Source : MNHN, Paris

REFERENCES

Baker, M. R., 1980. — A revision of the genus *Oxysomatium* Railliet & Henry, 1916 (Nematoda, Cosmocercidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1980, sect. A, *2* : 707-718.

Baker, M. R., 1981. — Revision of Old World species of the genus *Aplectana* Railliet & Henry, 1916 (Nematoda, Cosmocercidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 1980, sect. A, *2* : 955-998.

Chabaud, A. G., 1974. — Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. *In* Anderson, R. C., Chabaud, A. G., & Willmott, S., *eds.*, CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates. No. 1, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England, p. 6-17.

DISCUSSION

Anderson. — What is known about the life cycles in the Cosmocercinae ?

Baker M. — Information is available for only two species, both of which are monoxenous. *Cosmocercoides dukae* has been experimentally transmitted to adult frogs by skin penetration and *Aplectana courdurieri* to frog tadpoles by oral ingestion of infective larvae.

Euzet. — On peut regretter que les communications sur les Amphibiens et leurs parasites ne soient pas plus nombreuses. Il est probable que l'étude des Trématodes, des Monogènes, des Cestodes, des Ciliés ou des Opalines aurait apporté un faisceau de données intéressantes à comparer.

Pour ce qui est des Cestodes, je reprendrai ici l'idée de Maillard, à savoir que plus un parasite est décrit depuis longtemps, moins il est spécifique.

Ainsi, en rapporte en général les Cestodes trouvés chez les Crapauds à *Nematotaenia dispar*. Or Madame le Professeur Mokhtar-Maamouri et ses élèves viennent de démontrer (communication personnelle) qu'en Tunisie *Bufo mauritanicus* et *B. viridis* étaient tous deux parasités par des *Nematotaenia* spécifiques, différents de *N. dispar* que l'on trouve en Europe chez *Bufo bufo*.

NOTES ET DISCUSSIONS SUR LES OISEAUX ET LEURS PARASITES

I. — Spectres d'hôtes des *Aprocta* (Filaires-ovipares).

par

par O. Bain

A la dualité du genre *Aprocta*, que Bain et Mawson, 1981, scindent en deux genres (*Aprocta s.s.* et *Lissonema*), correspond une dualité des spectres d'hôtes. Ceux-ci ne semblent pas être quelconques si l'on suit la classification des Oiseaux données par Berlioz (*in* Grassé, 1950).

Les Ratites et les Impennes ne sont pas parasités ; les Carinates Colymbiformes, Podiciformes, Procellariformes, Pelecaniformes, Ciconiformes, Anseriformes et Anbimiformes non plus (p. 856 à 884).

La plupart des autres ordres de Carinates sont parasités par *Aprocta* ou par *Lissonema* :

Lariformes	(p. 884)	*Aprocta*
Charadriiformes	(p. 890)	*Aprocta*
Ralliformes	(p. 897)	*Aprocta*

Source : MNHN, Paris

Tinamiformes	(p. 910)	0
Galliformes	(p. 911)	0
Columbiformes	(p. 919)	0
Falconiformes	(p. 923)	*Aprocta*
Strigiformes	(p. 931)	*Lissonema*
Psittaciformes	(p. 934)	0
Cuculiformes	(p. 937)	*Lissonema*
Piciformes	(p. 942)	*Lissonema*
Trogoniformes	(p. 951)	*Lissonema*
Caprimulgiformes	(p. 953)	*Lissonema*
Apodiformes	(p. 958)	0
Coliiformes	(p. 963)	0
Coraciadiformes	(p. 964)	*Lissonema*
Passeriformes	(p. 974)	*Aprocta*

Aucun ordre n'est donc parasité par les 2 genres à la fois, et *Lissonema* n'existe que dans les groupes allant des Strigiformes aux Coraciadiformes.

BIBLIOGRAPHIE

BAIN, O. et MAWSON, P. M. (1981). — On some oviparous filarial nematodes from Australian birds. *Bull. Austr. Mus.*, sous-presse.

BERLIOZ, J. (1950). — Systematique. *In* Grassé P. P., Traité de Zoologie, Oiseaux, *15*, 1164 pp., Paris, Masson Édit.

II. — Genre *Elanus*.

PAR

J. GAUD

Le genre *Elanus* n'héberge aucun des acariens plumicoles parasites habituels des Falconiformes en général, et des accipitrida en particulier, mais un genre très spécial et très archaïque de Pterolichidae — (ou de Pterolichoidea) — *Cheylabis latus* Trouessart, 1885.

III. — L'acarofaune plumicole chez les différents ordres d'oiseaux.

PAR

J. GAUD

0 SPHENISCIFORMES

Aucun SP. n'est connu des Sphenisciformes.

1 PALEOGNATHIFORMES

Seuls les Autruches, les Kiwis et les Tinamous sont connus pour héberger des SP. Des acariens parasites d'autruches auraient été trouvés par Trouessart sur des Nandous provenant d'un parc zoolo-

Source : MNHN, Paris

gique ; ils n'ont jamais été retrouvés. Les acarofaunes des Struthionidae, des Apterygidae et des Tinamidae ne révèlent aucune affinité entre ces familles, ni affinité entre l'une de ces familles et un autre groupement aviaire ; notamment entre Tinamous et Galliformes ou entre Kiwis et Rallidae.

On a trouvé sur les Struthionidae : 4 sp. du genre *Struthiopterolichus* (Pterolichidae), Pterolichinae) et 1 sp. du genre *Paralges* (Dermoglyphidae).

On a trouvé sur les Apterygiformes : 2 sp. du genre *Kiwialges* (Analgidae, Kiwialginae) et 2 sp. du genre *Kivilichus* (Syringobiidae atypique).

On a trouvé sur les Tinamidae : 3 sp du genre *Crypturalges* (Analgidae, Megniniinae) ; 17 sp. appartenant à 9 genres de Crypturoptidae, famille propre aux Tinamidae ; 3 sp. de *Neumanella* et 1 sp. de *Tinamoglyphus*, genres de Dermoglyphidae bien différents de *Paralges*, et propres aux Tinamous.

2 Gaviiformes et Podicipitiformes

Le rapprochement entre Gaviiformes et Charadriiformes n'est pas contredit par l'étude des acarofaunes. *Alloptes*, le seul genre de SP connu des Gaviiformes a une large représentation chez les Charadriiformes ; mais il s'agit d'un genre à très large spectre d'hôtes : Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes...

Le rapprochement entre Podicipitiformes et Ralliformes est mal soutenu par l'étude des acarofaunes. La famille des Ptiloxenidae, la mieux représentée chez les grèbes (2 genres et 4 sp.) a des représentants chez les Charadriiformes et les Phoenicopteridae, mais pas chez les Ralliformes. Le genre *Ingrassia* (Xolalgidae, Ingrassiinae), dont une espèce parasite les grèbes, se retrouve chez des Charadriiformes, des Procellariiformes, des Pelecaniformes, des Anatiformes, mais pas chez des Ralliformes, qui hébergent d'autres Ingrassiinae (*Gymnalloptes*, *Analloptes*).

3 Procellariiformes

Les quatre familles Diomedeidae, Pelecanoididae, Procellariidae et Hydrobatidae ont des acarofaunes assez comparables. Chez toutes les quatre on trouve :

— des Alloptidae, souvent très primitifs
— des Avenzoariidae de la sous-famille des Bonnetellinae
— des Xolalginae de la sous-famille Ingrassiinae.

Hydrobatidae et Procellariidae ont des acarofaunes particulièrement apparentées. Toutes deux hébergent les genres *Microspalax* et *Connivelobus* (Alloptidae, Microspalacinae — sous-famille propre aux Procellariiformes) et *Zachvatkinia*, genre de Bonnetellinae qu'hébergent aussi des Laridae et des Fregatidae.

Les Diomedeidae hébergent les genres de SP les plus archaïques : *Diomedacarus* (Freyanidae, seul représentant de la sous-famille des Diomedacarinae), *Echinacarus* (Alloptidae, seul représentant de la sous-famille des Echinacarinae) et *Promeginia* (Bonnetellinae).

Leptosphyra (Ingrassiinae), parasite des Hydrobatidae et des Procellariidae, se retrouve aussi chez des Laridae. *Scutomeginia* (Bonnetellinae), parasite de Pelecanoididae, se retrouve chez les Pelecaniformes (sauf frégates et phaëtons) et chez des Threskiornithidae.

4 Pelecaniformes

La présence de Freyanidae très particuliers (Michaeliinae) établit une nette parenté entre les acarofaunes des Phalacrocoracidae et des Sulidae. Le genre *Scutomeginia* est aussi commun à ces deux familles aviaires. Il se retrouve chez les Pelecanidae. Ceux-ci partagent aussi *Alloptes* avec les Phalacrocoracidae (mais c'est un genre de SP à très large spectre d'hôtes).

Source : MNHN, Paris

En revanche, les frégates et, surtout, les phaëtons ont des acarofaunes très différentes. Le genre *Alloptellus* (Alloptidae, Oxyalginae) est cependant commun aux frégates et aux pélicans. Le genre *Zachvatkinia* (Avenzoariidae, Bonnetellinae) est partagé entre les frégates, les Lari et certains Procellariiformes). Les genres *Laminalloptes* (Alloptidae, les plus grands SP connus), et *Onychalloptes* (Alloptidae) sont tous deux propres aux phaëtons.

5 Ciconiiformes

Il n'existe aucun point commun entre l'acarofaune, très pauvre, des Ardeidae (y compris *Cochlearius*) et celle des autres Ciconiiformes — ou celle de quelque autre groupe aviaire. Les sous-familles Ardeacarinae (1 g., 2 sp.) et Ardealginae (2 g., 3 sp.) des Pterolichidae, comme le genre *Pteralloptes* (Xolalgidae, Ingrassiinae) sont propres aux Ardeidae.

L'acarofaune des Threskiornithidae est remarquablement riche et variée. Elle comporte 19 genres de SP, appartenant à 6 familles différentes. Les Kramerellidae sont les mieux représentées (3 g. et 16 sp.). Les Alloptidae offrent un grand luxe de formes diverses et originales (9 g. et 12 sp.). Les Caudiferidae (2 g., 3 sp.) sont propres aux Threskiornithidae.

Les Ciconiidae et les Scopidae partagent avec les Threskiornithidae le genre *Freyanopterolichus* (Kramerellidae). L'ombrette héberge de plus *Scopusacarus* (Pterolichidae qui lui est propre) et une espèce d'*Alloptes*. Les Cigognes hébergent trois genres de Xoloptoidinae, sous-famille de Pterolichidae qui leur est propre, et une espèce de *Mycterialges*, genre très particulier de Xolalgidae, subf. Ingrassiinae. On a aussi trouvé sur les cigognes une espèce de *Pseudogabucinia* (Kramerellidae), les autres espèces du genre se trouvant sur des Falconiformes et sur des Otitidae.

6 Phoenicopteriformes

Les trois genres de SP hébergés par les flamants : *Halleria* (Freyanidae), *Rhynchalloptes* (Alloptidae) et *Ptilozenoides* (Ptiloxenidae), sont propres à ces oiseaux. *Halleria* suggèrerait un rapprochement avec les Anatidae, hôtes du plus grand nombre de Freyanidae. *Ptilozenoides* suggèrerait un rapprochement avec les Grèbes ou avec les Charadriiformes, les seuls autres oiseaux à héberger des Ptiloxenidae. Il existe des Alloptidae chez tous les groupes d'oiseaux aquatiques, aucun genre ne pouvant être spécialement rapproché de *Rhynchalloptes*.

7 Anatiformes

Sept genres de Freyanidae, deux genres d'Avenzoariidae (Bonnetellinae) *Bdellorhynchus* et *Zygochelifer*, le genre *Rectijanua*, constituant seul la famille des Rectijanuidae, sont propres aux Anatidae. Ces oiseaux hébergent de plus *Ingrassia* (Xolalgidae, Ingrassiinae), *Alloptoides* et *Brephosceles* (Alloptidae).

Les Kamichis hébergent un genre de Freyanidae qui leur est propre (*Pavlovskiana*). Les *Anseranas* hébergent quatre genres de Freyanidae qui leur sont propres : *Dobyella*, *Allofreyana*, *Freyanopsis* et *Pelecymerus*.

8 Falconiformes

Trois familles : Accipitridae, Cathartidae et Sagittariidae hébergent des acarofaunes très voisines caractérisées par quelques genres de Gabuciniidae (*Aetacarus*, *Aposolenidia*, *Hieracolichus*, *Ramogabucinia*) et un genre de Pterolichidae (Pterolichinae) *Pseudalloptinus*. Tous ces genres sont propres aux Falconiformes, à l'exception d'*Aetacarus*, dont deux espèces sont connues d'Otitidae. Seuls, dans

Source : MNHN, Paris

cet ensemble homogène, les élanions détonnent. Ils n'hébergent aucun des genres susdésignés mais l'un ou l'autre de deux genres très aberrants et très archaïques de Pterolichidae (?) : *Cheylabis* et *n. genus*.

Les Pandionidae ont « capturé » des SP provenant d'oiseaux aquatiques : *Bonnetella* (Avenzoariidae, Bonnetellinae) et *Analloptes* (Xolalgidae, Ingrassiinae).

Les Falconidae ont peu ou pas de parasites communs avec les autres Falconiformes sauf, peut-être, *Pseudogabucinia* (Kramerellidae). Leur acarofaune est très pauvre. Nous ne leur connaissons avec certitude que deux SP. Une espèce de *Pseudalloptes*, genre de Pterolichidae surtout fréquent sur les Galliformes et une espèce de *Dubininia*, genre de Xolalgidae (Ingrassiinae) pratiquement inféodé aux Psittaciformes, mais comportant aussi une espèce parasite de Musophagidae.

9 Galliformes

Ils hébergent une acarofaune plus abondante que variée.

Deux familles de SP en constituent l'essentiel : les Analgidae, sous-familles Megniniinae et Tillacarinae (5 g. et 26 sp.) et, surtout, les Pterolichidae (Pterolichinae) — 11 genres et 67 espèces. A quelques exceptions près — 3 *Megninia* sur Coliiformes et Musophagidae, 1 *Pseudalloptes* sur Falconidae — tous ces genres sont inféodés aux Galliformes.

Les genres *Gaudoglyphus*, seul à constituer la famille des Gaudoglyphidae, et *Apionacarus* (Apionacaridae) ne sont connus, jusqu'ici, que des Phasianidae.

Le genre *Thoracosathes*, seul à constituer la famille des Thoracosathesidae, est propre à un Megapodidae.

Les genres monospécifiques et très aberrants *Opistocomacarus* et *Stachyonemus* (Pterolichidae) sont seuls à constituer l'acarofaune de l'Hoatzin (*Opistocomus*). Ces deux genres n'ont de proche parenté avec aucun genre de SP parasite de Cuculiforme.

Turnixacarus, parasite de Turnicidae, est assez proche des Pterolicbidae parasites de Galliformes.

10 Gruiformes

Nous connaissons assez mal l'acarofaune de cet ordre, Rallidae exceptés. Ceux-ci sont richement parasités : 14 genres de SP, appartenant à 6 familles différentes. 11 de ces genres sont pratiquement propres aux Rallidae : *Psilobrephosceles* (Alloptidae, Alloptinae) ; *Megniniella* [1] et *Metanalges* (Analgidae, Megniniinae) ; *Grallolichus* [2] et *Grallobia* (Pterolichidae, Pterolichinae) ; *Cryptosikya*, *Dogielacarus*, *Parazumptia* et *Zumptia* (soit tous les genres de la sous-famille Zumptiinae des Xolalgidae). Aucun des 14 genres parasites de Rallidae n'a été trouvé jusqu'ici sur un Gruiforme d'une autre famille.

En ce qui concerne les autres familles de Gruiformes, ce que nous connaissons de leur acarofaune n'évoque aucun lien entre elles.

Les genres *Apatelacarus*, *Doleracarus*, *Geranolichus* et *Gruolichus* (Ptelochidae, Pterolichinae) sont propres aux Gruidae.

Les genres *Aramolichus* (Alloptidae, Alloptinae) et *n. genus* (Pterolichidae, Pterolichinae) sont propres aux Aramidae. Le dernier genre est relativement proche des Pterolichinae de Gruidae.

Le genre *Ceratothrix* (Pterolichidae très aberrant) est propre aux Psophiidae.

Un nouveau genre (Pterolichidae aberrant) est propre aux Cariamidae.

Le genre *Turnixacarus*, parasite de Turnicidae, fait penser aux Pterolicbinae hébergés par les Galliformes.

1. En fait, une espèce de *Megniniella* est parasite du Musophagidae *Crinifer piscator*. Il s'agit très probablement d'un transfert.

2. Une espèce de *Grallolichus* parasite les Jacanas.

Source : MNHN, Paris

Le genre *Cauralicola* (Freyanidae, Burhinacarinae) est assez proche des parasites de la même sous-famille hébergés par les Charadriiformes.

Enfin, deux genres sont connus des Otitidae : deux espèces du genre *Aetacarus* (Gabuciniidae) dont les autres espèces sont parasites de Falconiformes ; une espèce du genre *Pseudogabucinia* (Kramerellidae) dont les autres espèces sont parasites de Falconiformes ou de Ciconiidae.

11 Charadriiformes

Le parasitisme des Jacanas par un *Grallolichus* (Pterolichidae, Pterolichinae) rapproche les Jacanidae des Rallidae, hôtes des 17 autres espèces de *Grallolichus*, et les écarte des autres Charadriiformes. La sous-famille des Pterolichinae, si nombreuse et si répandue par ailleurs, est inconnue chez les Charadriidae, hors le cas ci-dessus.

Chez les autres familles de l'ordre, Burhinidae, Rostratulidae et Thinocoridae comprises, l'acarofaune est très homogène. C'est chez les Charadriidae et les Scolopacidae qu'elle est la plus typique et la plus riche, caractérisée par : abondance des Alloptidae, des Xolalgidae (Ingrassiinae) et des Ptiloxenidae ; présence de quatre sous-familles, Avenzoariinae (Avenzoariidae), Magimeliinae (Pterolichidae), Burhinacarinae (Freyanidae) et Syringobiinae (Syringobiidae) pratiquement inféodées aux Charadriiformes. Les autres familles de l'ordre ont des acarofaunes plus pauvres, mais composée des éléments que nous venons de détailler. Les Lari se distinguent des Charadrii par l'addition ou la substitution du genre *Zachvatkinia* (Avenzoariidae, Bonnetellinae) aux Avenzoariinae. L'acarofaune des Lari s'apparente ainsi à celle des Procellariiformes (Hydrobatidae et Procellariidae) et de Pelecaniformes (Fregatidae). Des phénomènes de transfert ne sont pas exclus, favorisés par la promiscuité des lieux de nidification.

Un autre cas de transfert, manifeste celui-ci, concerne les Charadriiformes. Les bécasses *Scolopax rusticola* et *Sc.* (*Philohela*) *minor* n'hébergent aucun des acariens habituellement trouvés sur les autres Charadriiformes, mais un *Proctophyllodes* (Proctophyllodidae) très proche des innombrables espèces de ce genre parasitant les Passeriformes.

12 Columbiformes

L'acarofaune apporte peu d'arguments pour ou contre le rattachement des Pteroclidae aux Columbiformes.

Les Columbidae hébergent une acarofaune abondante et peu variée : deux genres d'Analgidae (Megniniidae) *Diplaegidia* et *Micralges* ; quinze genres de Falculiferidae. Les Megniniinae se retrouvent chez un grand nombre d'oiseaux terrestres, mais surtout sur les Galliformes. Les Falculiferidae sont inféodés aux Columbiformes, à l'exception du genre *Psittocolus*, parasite de Psittaciformes.

Les Pteroclidae sont pauvrement parasités, comme tous les oiseaux xérophiles. On a trouvé sur ces oiseaux deux acariens plumicoles seulement : une *Diplaegidia* (Analgidae, Megniniinae), ce qui rapprocherait les Pteroclidae des Columbiformes et les éloignerait des Charadriiformes ; un Pterolichidae (Pterolichinae) *n. genus*, ce qui les éloignerait également des Columbiformes et des Charadriiformes.

13 Psittaciformes

Ils hébergent une acarofaune qui leur est bien particulière. Les éléments caractéristiques en sont : Deux genres de Psoroptoididae (Pandalurinae) ; trois genres de Xolalgidae (Ingrassiinae) ; 12 genres de Pterolichidae (Pterolichinae) ; trois genres de Syringobiidae (Ascouracarinae). Tous ces genres sont propres aux perroquets, à l'exception du genre *Dubininia* (Xolalgidae, Ingrassiinae) dont une espèce au moins se retrouve chez des Falconiformes (Falconidae) et une espèce chez des Cuculiformes (Musophagidae).

Source : MNHN, Paris

Comme analogie entre acarofaune des Psittaciformes et acarofaune d'autres groupes aviaires, notons que la sous-famille des Pandalurinae est particulièrement bien représentée chez les Piciformes. Par ailleurs, un genre de Falculiferidae, *Psittocolus*, a été trouvé sur divers perroquets (*Callocephalon*, *Micropsitta*, *Eclectus*, *Psittacula*) ; les 15 autres genres de Falculiferidae sont parasites de Columbiformes.

Les Psittaciformes sont les seuls oiseaux connus pour héberger dans les tuyaux de leurs rémiges un genre de Pyroglyphidae (Dermatophagoidinae) *Paralgopsis*. Deux espèces en ont été décrites.

14 Cuculiformes

Peu de similitude entre l'acarofaune des Cuculidae et celle des Musophagidae. Le genre *Coraciacarus* (Gabuciniidae) est seul commun aux deux familles. Il se rencontre aussi chez des Coraciiformes (Meropidae). Les deux familles hébergent des Analgidae (Megniniinae), mais les *Scutalges* de Cuculidae, s'ils ne sont pas très éloignés des *Megninia* de Musophagidae, sont extrêmement différents du *Phylluralges* de ces derniers. Les deux familles hébergent des Pterolichidae (Pterolichinae) ; mais les deux *n. g.* et *Coccylichus* des Cuculidae ressemblent bien peu aux *Touracobia* et *Pseudalloptes* des Musophagidae. Les deux familles hébergent des Xolalgidae, mais les *Xolalges* (Xolalginae) des Cuculidae sont très loin des *Dubininia* et *Glaucalges* (Ingrassiinae) des Musophagidae. Ces derniers possèdent deux genres en commun avec des Galliformes (*Megninia* et *Pseudalloptes*), mais aussi un genre en commun avec les Strigiformes (*Glaucalges*), un en commun avec les Psittaciformes (*Dubininia*) et un en commun avec les Bucerotidae (*Hyomesalges*).

La présence d'une *Megniniella* (Analgidae) sur *Crinifer piscator* résulte probablement du transfert d'un parasite de Rallidae.

15 Strigiformes

La famille des Kramerellidae constitue l'essentiel de l'acarofaune de ces oiseaux. Trois genres, *Kramerella*, *Dermonoton*, *Petitota*, réunissant 20 espèces connues, sont propres aux Strigiformes. On a vu plus haut que la plupart des genres de la famille Kramerellidae sont des parasites de Ciconiiformes.

Les Strigiformes hébergent aussi un genre de Psoroptoididae (Pandalurinae), *Pandalura*, qu'ils partagent avec un Caprimulgiforme steatornithe, et un genre de Xolalgidae (Ingrassiinae), *Glaucalges*, qu'ils partagent avec un Musophagidae.

16 Caprimulgiformes

Chaque famille de cet ordre a son acarofaune particulière.

Celle des Caprimulgidae est relativement riche : 3 sp. du genre *Paragabucinia* (Gabuciniidae) ; 2 sp. du genre *Gymnolichus* (Pterolichidae, Pterolichinae) ; 1 sp. du genre *Ascouracarus* (Syringobiidae, Ascouracarinae). Cette acarofaune ne suggère aucun rapprochement précis avec celle d'aucun autre ordre d'oiseaux.

Celle des autres familles est remarquablement pauvre.

Nyctibiolichus, Pterolichidae aberrant, a été trouvé sur *Nyctibius*. *Aegithelichus*, d'*Aegotheles*, est encore un Pterolichidae, Pterolichinae, mais ne ressemble ni à *Gymnolichus*, ni à *Nyctibiolichus*. *Allanalges* (Trouessartiidae) est propre à *Podager*, mais relativement proche des Trouessartiidae des Coraciiformes (Meropidae et Phoeniculidae) ou des Piciformes.

Des Steatornithidae sont connus deux genres de SP. : *Steatacarus* (Trouessartiidae) et *Pandalura* (Psoroptoididae, Pandalurinae). Le premier, propre aux Steatornithidae, rapproche ces oiseaux des Podargidae d'une part, des Coraciiformes et Piciformes d'autre part. Le second est commun aux Steatornithidae et aux Strigiformes.

Source : MNHN, Paris

17 Apodiformes

Apodidae et Trochilidae ont tous deux des acarofaunes remarquablement riches, mais très différentes l'une de l'autre. La sous-famille Protalginae des Analgidae constitue le seul point commun. Cette sous-famille est représentée chez les Apodidae par 3 genres et 5 sp., chez les Trochilidae par 2 autres genres et 3 sp. Un sixième genre de Protalginae parasite un Piciforme (Indicatoridae).

La famille des Eustathiidae (18 genres et 64 espèces) est propre aux seuls Apodidae. Il en est de même du genre *Thyzanocercus* (Alloptidae, Thyzanocercinae) et du genre *Orphanacarus* (Syringobiidae, Ascouracarinae).

Des Proctophyllodidae des sous-familles Allodectinae, Pterodectinae et Rhamphocaulinae (7 g. et 31 sp. au total) font l'essentiel de l'acarofaune des Trochilidae. La première et la dernière de ces sous-familles sont propres aux Trochilidae. Les Pterodectidae ont de très nombreux représentants chez les Passeriformes. Le genre *Ptyssalges*, type de la famille monogénétique Ptyssalgidae, est propre aux oiseaux mouches.

18 Coliiformes

Les colious hébergent deux genres de SP. : 3 sp. de *Megninia* (Analgidae, Megniniidae), d'aspect intermédiaire entre les *Megninia* de Galliformes et les *Megninia* de Cuculiformes ; 2 sp. du genre *Clastonotus* (Pterolichidae, Pterolichinae), propres aux Coliiformes.

19 Trogoniformes

Un seul genre est connu des Trogoniformes, *Ptyssophyllodes* (Proctophyllodidae, Proctophyllodinae), extrêmement proche des *Proctophyllodes* des Passeriformes.

20 Coraciiformes

Les Bucerotidae ont une acarofaune particulièrement riche et originale, ne rappelant, même de loin, celle d'aucun autre Coraciiforme, ni celle d'aucun autre ordre aviaire. La famille des Vexilliidae (9 g. et 33 sp.) est pratiquement inféodée aux Bucerotidae ; seule une espèce du genre *Calaobia* a été trouvée sur un Passeriforme corvidé ; il s'agit probablement d'un transfert relativement récent. La sous-famille Psoroptoidinae des Psoroptoididae (5 g., 15 sp.) est également propre aux Calaos, à l'exception d'un *Hyomesalges* parasite d'un Musophagidae. Le genre *Anapodema* (Pterolichidae, Pterolichinae) est encore propre aux Bucerotidae. Fait étrange, ces oiseaux hébergent aussi 6 espèces du genre *Analloptes* (Xolalgidae, Ingrassiinae) dont les autres représentants sont parasites d'oiseaux très anciens (Ciconiiformes ou Gruiformes).

Les Alcedidae hébergent les genres *Proterothrix* (Proctopbyllodidae, Pterodectinae) et le genre *Xolalgoides* (Xolalgidae, Xolalginae), ce qui les rapprocherait des Passeriformes.

Les Meropidae hébergent 4 genres de SP. : *Anepigynia* et *Coraciacarus* (Gabuciniidae), ce qui les rapprocherait des Cuculiformes ; *Pseudalges* (Trouessartiidae), propre aux Meropidae et diversifié chez ces oiseaux en 7 sp., ce qui rapprocherait les Merops des Piciformes et des Caprimulgiformes.

Les rares SP connus des autres familles de Coraciiformes ne sont pas très différents de ceux qui parasitent les Meropidae. Seul, le genre *Cleyastobius*, propre aux moqueurs (Phoeniculidae), n'a d'équivalent chez aucune autre famille de Coraciiformes. Il appartient à un groupe (Avenzoariidae, Pteronyssinae) surtout représenté chez les Piciformes. La présence sur les moqueurs d'une espèce du genre *Uniscutalges* (Trouessartiidae) accuse la similitude entre acarofaune des Phoeniculidae et acarofaune des Piciformes.

Source : MNHN, Paris

21 Piciformes

Quatre composants essentiels dans l'acarofaune de ces oiseaux :

Ce sont, par ordre d'importance :

1) Hyomyssinae et Pteronyssinae, sous-famille des Avenzoariidae. Certains genres de ces sous-familles sont propres à une seule famille de Piciformes. *Pegopteronyssus* est inféodé aux Capitonidae ; *Monapsidus* aux Indicatoridae, *Parapteronyssus*, *Pterotrogus*, *Pteronyssus* et *Stenopteronyssus* aux Picidae. *Hyonyssus*, *Anephippius* et *Conomerus* sont communs aux Picidae et aux Capitonidae, *Ramphastobius* aux Capitonidae, Picidae et Ramphastidae.

2) Gabuciniidae, représentés par les genres *Capitolichus*, commun aux Capitonidae, Picidae et Ramphastidae (mais aussi à des Passeriformes, Cotingidae) ; *Piciformobia*, propre aux Galbulidae, *Tocolichus*, propre aux Ramphastidae.

3) Sous-famille Pandalurinae des Psoroptoididae : *Mesalgoides* sur Picidae et Ramphastidae (mais aussi sur de nombreux Passeriformes) ; *Dicamaralges* et *Chiasmalges* sur les Picidae.

4) *Uniscutalges* (Trouessartiidae) est commun aux Capitonidae et Picidae (mais aussi aux Phoeniculidae, Coraciiformes).

La rareté des Proctophyllodidae et, surtout, des Analgidae sur les Piciformes contraste avec l'abondance des représentants de ces deux familles chez les Passeriformes (du moins chez les Oscines).

22 Passeriformes

L'acarofaune de nombreuses familles de Passeriformes est encore mal connue. Nous n'avons, en particulier, que des données fragmentaires sur les Passeriformes du nouveau monde. Un nombre considérable d'espèces de Passeriformes a cependant été déjà examiné et les composants essentiels de leur acarofaune apparaissent relativement peu nombreux. Trois familles d'acariens réunissent à elles seules 82 % du total des SP trouvées jusqu'ici sur les Passeriformes.

1) Les Proctophyllodidae. 26 genres et 276 espèces des sous-familles Pterodectinae et Proctophyllodinae sont déjà connu des Passeriformes. Les Proctophyllodinae, sauf rarissimes exceptions, sont propres à ces oiseaux. Les Pterodectinae ont d'assez nombreux représentants chez les Trochilidae.

2) Les Analgidae, sous-famille des Analginae. 13 genres et 102 espèces sont connus dans cette sous-famille, propre aux Passeriformes.

3) Les Trouessartiidae, dont six genres, réunissant 131 espèces recensées, sont propres aux Passeriformes. Les autres genres parasitent des Coraciiformes, des Piciformes et des Caprimulgiformes.

On trouve aussi sur les Passeriformes des Gabuciniidae. Les genres *Gabucinia* et *Artamacarus* sont propres à ces oiseaux. *Capitolichus* est commun aux Passeriformes et aux Piciformes, *Anepigynia*, parasite habituel des Meropidae, compte une espèce trouvée sur un Passeriforme (Prionopidae).

Source : MNHN, Paris

PROBLÈMES POSÉS PAR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES CESTODES PROTEOCEPHALIDEA ET PSEUDOPHYLLIDEA PARASITES DE POISSONS

PAR

L. EUZET

Parmi les Cestodes parasites de Poissons, deux ordres, Proteocephalidea et Pseudophyllidea, ont fait l'objet d'une révision systématique récente (Freze, 1965 ; Protasova, 1975). La spécificité de ces Helminthes et leurs rapports avec les Poissons hôtes ont fait apparaître des problèmes qui méritent notre attention.

Les recherches actuellement en cours à Montpellier sur les Pseudophyllidea de Téléostéens Pleuronectiformes prouvent que ces Cestodes ont une spécificité étroite.

A partir de ces observations, nous estimons qu'il est nécessaire de reprendre tous les cas où un *Bothriocephalidae* (ou un Proteocephalidea) ont été signalés chez plusieurs Téléostéens différents.

En outre, beaucoup de ces parasites doivent être retrouvés et leur description revue et précisée à partir d'individus récoltés dans les hôtes types. De nombreux *Bothriocephalidae* de Poissons n'ont été observés qu'une seule fois, il y a une centaine d'années. La systématique des Proteocephalidea s'appuie surtout sur les travaux de Woodland publiés il y a presque 50 ans (Brooks, 1978).

Bien que les preuves expérimentales manquent pour définir le type exact de spécificité, peu de cycles évolutifs ayant été parfaitement élucidés, nous sommes convaincus que ces Cestodes ont, vis-à-vis du Poisson hôte définitif, une spécificité de type oioxène ou sténoxène selon la définition de Euzet et Combes (1980).

Ces réserves faites, comment se présentent les rapports de ces Cestodes avec leurs hôtes.

PROTEOCEPHALIDEA

Freze (1965) a proposé pour expliquer la phylogénèse de cet ordre une hypothèse où il distingue deux superfamilles Proteocephaloidea et Monticelloidea (Fig. 1).

Parmi les Proteocephaloidea, il sépare, dans la nouvelle famille des *Ophiotaeniidae*, les espèces parasites de Tétrapodes. De ce fait, on comprend mal que dans l'arbre phylétique proposé cette famille paraisse avoir une origine distincte de celle des *Proteocephalidae*.

Les sous-familles composant les *Monticellidae* sont caractérisées par la position corticale des divers organes génitaux.

Si nous schématisons les dispositions anatomiques caractérisant les sous-familles et si nous plaçons ces schémas sur l'arbre phylétique proposé par Freze, on se rend immédiatement compte que l'unité des *Proteocephalidae* est rompue par la présence des *Zygobothriinae*. Ces Cestodes qui possèdent des vitellogènes corticaux doivent être rangés parmi les Monticelloidea.

Parmi les *Proteocephalidae* restants, qui ont tous les organes génitaux médulaires, on note des

Source : MNHN, Paris

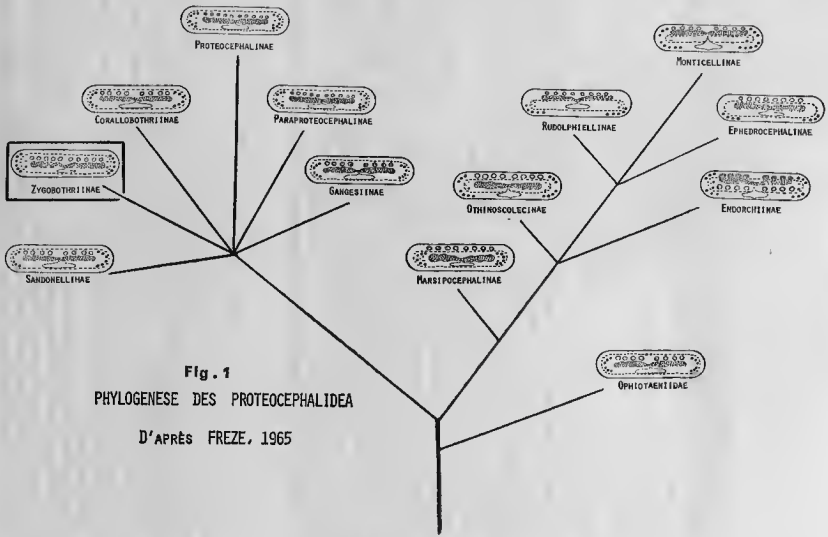


Fig. 1

PHYLOGENESE DES PROTEOCEPHALIDEA

D'APRÈS FREZE, 1965

Source : MNHN, Paris

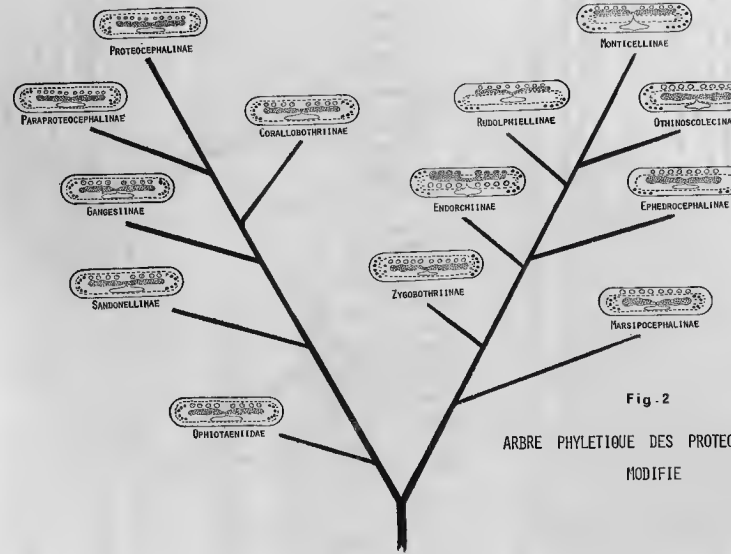


Fig. 2

ARBRE PHYLETIQUE DES PROTEOCEPHALIDEA MODIFIE

Source : MNHN, Paris

différences dans la morphologie du scolex. La complication de cet organe d'attachement se traduit soit par le développement d'un métascolex plus ou moins plissé (*Corallobothriinae*), soit par l'apparition, en avant des ventouses, de lames musculaires (*Sandonellinae*) ou d'une couronne apicale de crochets (*Gangesiinae*).

Notons que le métascolex, qui permet un meilleur attachement à la paroi intestinale de l'hôte, existe aussi chez les *Monticellidae* (*Goezella siluri* par exemple).

Si l'on considère comme primitive la position médulaire des organes génitaux, car c'est l'anatomie que l'on rencontre chez les Tetraphyllidea de Sélaciens, on peut modifier les propositions de Freze. L'arbre phylétique se présente alors d'une manière légèrement différente (Fig. 2).

C'est à une conclusion voisine qu'est parvenu Brooks (1978) en proposant une phylogénèse des Proteocephalidea établie selon la méthode cladistique.

Brooks ne reconnaît pas la séparation dans une famille indépendante (*Ophiotaeniidae*) des Proteocephaloidea d'Amphibiens et de Reptiles, mais il situe l'origine de ces Cestodes parmi des *Proteocephalidae* parasites de Poissons.

Dans l'arbre dressé par Brooks on a, comme dans le schéma de Freze, une séparation initiale entre *Proteocephalidae* et *Monticellidae*. Cependant, chez ces derniers, la position médulaire ou corticale de l'utérus n'étant pas admise comme critère, Brooks regroupe des sous-familles qui apparaissaient dans le système de Freze.

Ainsi, les *Rudolphiellinae* sont confondues avec les *Monticellinae*, les *Othinoscolecinae* avec les *Ephedrocephalinae* (Fig. 3).

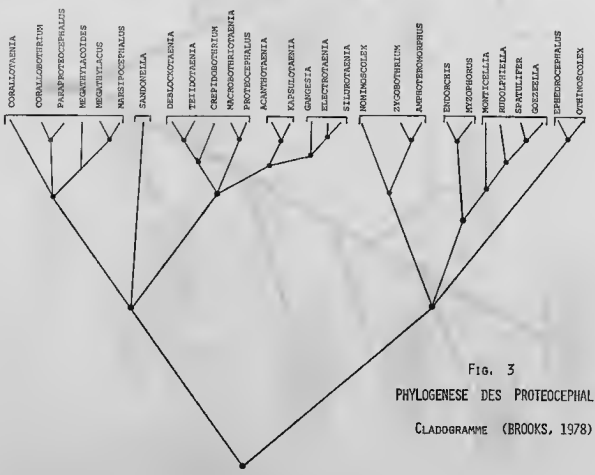


FIG. 3

PHYLOGENESE DES PROTEOCEPHALIDEA

CLADOGRAMME (BROOKS, 1978)

Source : MNHN, Paris

La position attribuée aux *Marsipocephalinae* (avec le seul genre *Marsipocephalus*) classés par Freze parmi les *Monticellidae* et placés par Brooks dans les *Proteocephalidae*, doit être discutée.

Les *Marsipocephalus* ayant des vitellogènes médulaires et des testicules corticaux, les *Marsipocephalinae* peuvent avoir une place particulière dans chacune des deux branches. Nous penchons cependant pour placer ces Cestodes à part, parmi les *Proteocephalidae*. La phylogénèse peut alors se présenter ainsi (Fig. 4).

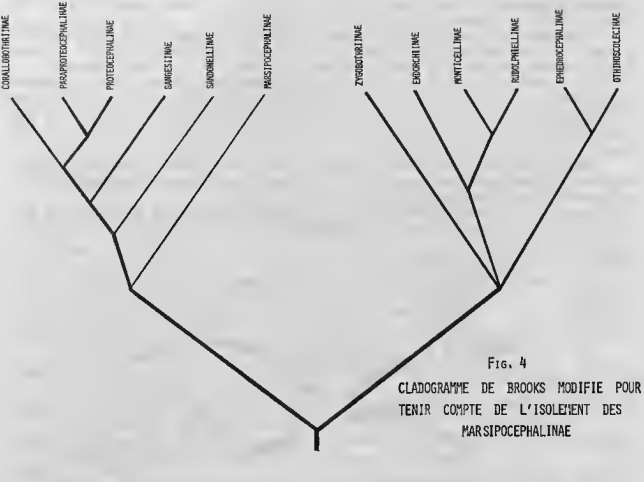


FIG. 4
CLADOGRAMME DE BROOKS MODIFIE POUR TENIR COMPTE DE L'ISOLEMENT DES MARSIPOCEPHALINAE

Quels sont les rapports des différentes sous-familles de Proteocephalidae avec les unités systématiques de Poissons-hôtes ?

Proteocephalidae.

Les *Proteocephalinae* se rencontrent chez les Acipenseriformes ; les Amiiformes, chez les Polypteriformes et chez de nombreux ordres de Téléostéens d'eau douce, Anguilliformes, Clupeiformes, Cypriniformes, Cyprinidontiformes et Perciformes.

Les *Sandonellinae* ne sont représentés que par l'espèce *Sandonella sandoni*, parasite en Afrique d'*Heterotis niloticus* (Osteoglossiforme).

Les représentants des autres sous-familles sont tous parasites de Siluriformes.

— Les *Paraproteocephalinae* ont été récoltés chez les *Siluridae* paléarctiques.
— Les *Corallobothriinae* parasitent les *Ameiuridae* néarctiques et les *Malapteruridae* africains.
— Les *Gangesiinae* se rencontrent chez les *Siluridae*, *Bagridae* et *Schilbeidae* de l'Inde (Région

Source : MNHN, Paris

orientale), de l'Extrême Orient paléarctique et chez les *Malapteruridae* africains (la présence de Cestodes appartenant à cette sous-famille chez les *Ophiocephalidae* et les *Cyprinidae* en Inde doit être confirmée).

— Les *Marsipocephalidae* (*Marsipocephalus*) n'existent que chez des *Clariidae* africains.

Monticellidae.

Les représentants des diverses sous-familles sont tous parasites de Siluriformes de la région Néotropicale (Amérique du Sud). Parmi les Poissons hôtes, la grande majorité appartient à la famille des *Pimelodidae*, quelques-uns aux *Cetopsidae* et aux *Doradidae*.

Il est difficile d'avancer une hypothèse pour expliquer cette « explosion » de Proteocephalidea à anatomie si diverse dans une famille de Poisson-hôte. Mis à part les *Cetopsidae* et *Doradidae*, les autres Siluriformes sud-américains (9 familles) ne semblent pas parasités par des Proteocephalidea.

La diversité des anatomies permet d'envisager des relations phylétiques entre ces Cestodes, mais il serait extrêmement hasardeux de rechercher une éventuelle évolution parallèle avec celle des *Pimelodidae*. On peut en effet trouver, chez le même Poisson, des *Monticellidae* appartenant à deux sous-familles différentes (par exemple, *Endorchinae* et *Zygobothriinae* chez *Brachyplatysoma filamentosum*).

Brooks (1978) admet une origine sud-américaine des Proteocephalidea. Nous penchons plutôt pour une origine africaine. Ces Cestodes seraient alors passés dans les autres régions géographiques où ils paraissent avoir suhi une évolution indépendante (Fig. 5).

Cependant, les Proteocephalidea parasitant actuellement beaucoup de Siluriformes, on peut admettre que les Ostariophysaires sont les hôtes primaires.

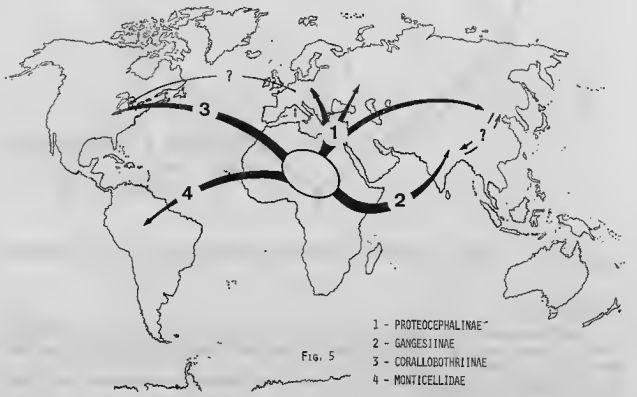


Fig. 5

Toutes ces observations nous obligent à poser plusieurs questions :

— Pourquoi les transformations anatomiques décelées chez les *Monticellidae* se sont-elles réalisées dans les *Pimelodidae* Siluriformes sud-américains ? Ces transformations peuvent-elles être considérées comme résultant d'une évolution adaptative ?

Source : MNHN, Paris

— La disposition anatomique des *Marsipocephalinae* parasites de *Clariidae* (Siluriformes) africains traduit-elle un phénomène de convergence ou une parenté avec certains *Monticellidae* ?

— Quels liens systématiques existent-ils entre les Siluriformes des régions éthiopiennes et néotropicales ?

— Les représentants de deux familles de Siluriformes *Bagridae* et *Clariidae* existent actuellement en Afrique et dans la région orientale. Cette séparation est-elle le résultat de celle des blocs africains et indiens ?

— Les *Proteocephalidae* (*Gangesiinae*) de la région orientale ont-ils leur origine chez les parasites de Siluriformes paléarctiques ou chez des formes ancestrales éthiopiennes ?

— Les *Clariidae* asiatiques sont-ils les hôtes des *Proteocephalidae* ?

PSEUDOPHYLLIDEA

En étudiant la spécificité des Pseudophyllidea et leurs rapports avec les Poissons hôtes définitifs, nous sommes parvenus à des problèmes voisins de ceux que posent les Proteocephalidea.

Les Pseudophyllidea parasites de Poissons et d'Amphibiens Urodèles appartiennent au sous-ordre des Bothriocephalinea caractérisé par une ouverture génitale (poche du cirre et vagin) médio-dorsale, latéro-dorsale ou latérale et un débouché sub-médian ventral de l'utérus. On les sépare ainsi des Diphyllobothrinea où toutes les ouvertures sont médio-ventrales.

Parmi les Bothriocephalinea, les seuls qui nous intéressent, la vétusté des descriptions et la persistance des erreurs ont rendu la systématique confuse. Les découpages proposés ne sont pas satisfaisants car ils se basent sur des caractères dont certains, nous l'affirmons, sont erronés.

Dans ce sous-ordre, en tenant compte de la disposition anatomique du système génital, de la structure des œufs et des larves, on peut distinguer quatre familles (Fig. 6).

Bothriocephalidae. L'ouverture génitale est médio-dorsale, le débouché utérin sub-médian ventral. Des œufs operculés sort un coracidium cilié nageant.

Echinophallidae. L'ouverture génitale est latéro-dorsale. Le débouché utérin sub-médian ventral. Le cirre est épineux. Les œufs sont operculés.

Ancistrocephalidae. L'ouverture génitale est latérale, le débouché utérin sub-médian ventral. Des œufs operculés sort un coracidium cilié nageant.

Eubothriidae. L'ouverture génitale est latérale, le débouché utérin médian ou sub-médian ventral. Les œufs ne sont pas operculés ; il n'y a pas de coracidium cilié.

Ainsi, nous plaçons les *Ptychobothriidae* parmi les *Bothriocephalidae*. Ces Cestodes possèdent en effet la même disposition anatomique et tous (mis à part *Taphrobothrium* parasite de *Muraenesox* au Japon) ont des vitellogènes corticaux. Le critère invoqué pour distinguer les deux familles (œuf operculé ou non) n'existe pas. En effet, les œufs de *Ptychobothrium belones*, parasite de *Belones acus*, sont operculés. Ces œufs poursuivent leur développement dans l'eau et il en sort un coracidium cilié.

Nous regroupons dans la famille des *Echinophallidae* les genres composant cette famille à ceux placés dans les *Parabothriocephalidae*. Tous ces Cestodes possèdent les mêmes caractéristiques anatomiques.

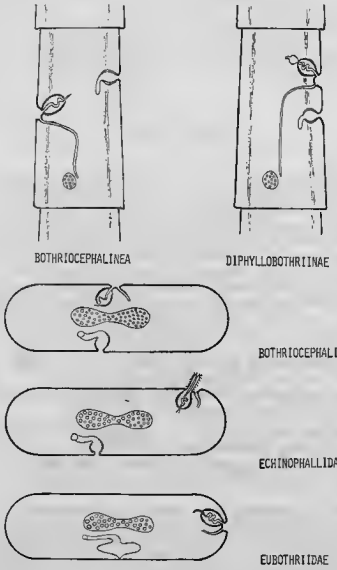
Dans la troisième famille, les rapports entre les genres à scolex armé de parasites de Poissons marins (*Ancistrocephalus*), de Poissons d'eau douce (*Triaenophorus*) et les genres à scolex inerme (*Fistulicola*) restent à préciser. Nous sommes certains que les espèces de ces trois genres ont des œufs operculés et un coracidium cilié.

Depuis la description originale de Diesing (1850), *Amphicotyle heteropleura*, parasite de *Centrolophus niger*, n'a été revu que par Lühe en 1902. L'anatomie de ce Cestode, qui reste mal connue, a besoin d'être reprise. C'est pourquoi nous préférons nommer *Eubothriidae* — le genre *Eubothrium*

Source : MNHN, Paris

étant parfaitement défini — des Pseudophyllidea à ouverture génitale latérale et à œufs non operculés. Il est cependant possible que ce regroupement soit artificiel car il existe des différences sensibles dans l'anatomie des diverses espèces.

FIG. 6



Ainsi, il est actuellement difficile de proposer une phylogénèse pour les Pseudophyllidea.

Peut-on considérer les espèces à ouverture génitale latérale comme les formes primitives puisque l'ouverture génitale est latérale chez les Tetrarhynchidea et les Tetraphyllidea parasites de Sélaciens ?

Peut-on admettre une évolution amenant d'une part les *Bothriocephalinea* et d'autre part les *Diphyllobothriinea* ?

Quelles sont les relations des *Bothriocephalinea* avec le Cestode parasite d'*Amia calva*, *Haplobothrium globuliforme* chez qui les ouvertures génitales et le débouché utérin sont médio-ventraux ?

Dans les rapports entre parasites et Poissons-hôtes, on doit noter que les *Echinophallidae*, dans le sens où nous les entendons, parasitent uniquement des Perciformes du sous-ordre des *Stromateidei*

Source : MNHN, Paris

(*Stromateidae*, *Nomeidae*, *Centrolophidae*). Une seule espèce, *Pseudamphicotyla quinquarii* Yamaguti, 1952 possédant les caractéristiques de la famille a été récoltée chez un *Chaetodontidae* : *Quinquarius japonicus*.

Un Cestode parasite de *Schedophilus ovalis* (= *Centrolophus ovalis*) a été placé dans le genre *Diplogonoporus* et classé de ce fait parmi les parasites de Mammifères (Yamaguti, 1959). Il est probable que ce Pseudophyllidea qui parasite un *Centrolophidae* et qui présente un dédoublement des organes génitaux comme *Echinophallus* doit en être très voisin.

Pourquoi cette multiplication de formes chez les *Stromateidei* (10 espèces d'*Echinophallidae* chez 4 Poissons) alors que par ailleurs les *Bothriocephalidae*, très largement répartis chez les Poissons marins et d'eau douce, présentent une anatomie monotone ? Avons-nous un phénomène comparable à celui des *Monticellidae* parasites de Siluriformes ?

Il est difficile d'établir d'autres rapports entre parasites et hôtes. Mais lorsque l'on examine la distribution biogéographique des *Bothriocephalidae* connus, comment expliquer leur absence apparente en Amérique du Sud ? La question a d'autant plus d'intérêt pour l'histoire de ces Cestodes que des *Bothriocephalidae* ont été signalés comme des parasites spécifiques de *Siluridae* africains (*Polyonchobothrium* chez les *Clariidae*).

BIBLIOGRAPHIE

Euzet, L. et Combes, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. « In » Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. Fr., 40* (3) : 239-285.

Brooks, D. R., 1978. — Evolutionary history of the Cestode order Proteocephalidae. *Syst. Zool., 27* : 312-323.

Freze, V. I., 1965. — Proteocephalata in fish, Amphibians and Reptiles. « In » K. I. Skrjabin ed. Essentials of Cestodology, vol. IV (I.P.S.T. Translation, 1969), 597 p.

Protasova, E. N., 1977. — Bothriocephidae de Poissons. Essentials of Cestodology, Vol. VIII, A.H. C.C.C.P., Moscou, 298 p.

DISCUSSION

Burt. — The ontogeny of vertebrates is known to recapitulate their phylogeny at least in general terms. It would be interesting to determine to what extent this happens in the parasitic platyhelminthes, especially the cestodes, as we might gain a better understanding of their interrelationships. For example, in the Proteocephala, do the male genitalia assume greater phylogenetic significance than the female genitalia with particular reference to their position (cortical as opposed to medullar). Determination of this could affect the phylogenetic schemes proposed by Freze and by Brooks and modified by Prof. Euzet. Has Prof. Euzet considered the relative importance of cortical testes with medullary vitellaria as opposed to medullary testes with cortical vitellaria ?

Euzet. — Tous semblent avoir le même développement.

Llewellyn. — Prof. Euzet has shown that the distribution of vitellaria and of genital openings suggests that " pseudophyllideans " should be divided into diphyllobothriids and bothriocephaliids. In my opinion there is further very strong evidence for such a division in the presence in diphyllobothriids of quinone-tanned egg capsules, the discharge of eggs into the host gut, and of pseudo-apolysis (i.e. the shedding of proglottids which are " worn-out ", in contrast to true apolysis where the shedding of egg-contraint proglottids is the means of egg-dispersal) and, in bothriocephaliids, the absence of tanning, the retention of eggs in the uterus, and true apolysis.

Burt. — Both oviparous and viviparous forms are known and recognized in cestodes and thus there are oviparous forms with quinone-tanned eggs with and without an operculum and viviparous forms without quinone-tanned shells where the outer layer develops from a cellular mass. This information, however, does not give us adequate refinement within the larger groups to be useful in any phylogenetic considerations.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

HOST-SPECIFICITY AND CORRESPONDING EVOLUTION IN MONOGENEAN FLATWORMS AND VERTEBRATES

BY

by J. Llewellyn

Host-specificity, i.e. the restriction of particular species of parasites to their respective specific hosts is of almost universal occurrence in monogeneans (Bychowsky, 1957 ; Llewellyn, 1957) hut there are some exceptions, e.g. *Benedenia melleni* on numerous species of marine fishes and *Diplozoon paradoxum* on several species of freshwater fishes. In addition there are some cases where a parasite species is restricted to several species of a particular host genus, e.g. *Calicotyle kroyeri* on species of *Raja*, or to different genera of a particular family, e.g. *Plectanocotyle gurnardi* on various genera of Triglidae. However, it is possible that further investigations might reveal that in *Plectanocotyle* there are in fact different species of parasites. Thus it may be concluded that restriction to particular hosts is of general occurrence in monogeneans and that it is most commonly expressed as a species-specific relationship.

Two kinds of specificity may be recognized and both may he illustrated hy entohdellid monogeneans : (a) phylogenetic specificity (" conjugate evolution ", " phylogenetic parallelism ") when related parasites occur on related hosts, e.g. *Entobdella soleae* and *E. hippoglossi* on their respective heterosomatid teleosts *Solea solea* and *Hippoglossus hippoglossus* and (h) ecological specificity when related parasites occur on unrelated hosts sharing a common hahitat, e.g. *E. soleae* and *E. hippoglossi* on flat bottom-dwelling teleosts, and *E. diadema* on the flat bottom-dwelling elasmohranch *Dasyatis pastinaca*. The occurrence of further entohdellids e.g. *E. corona* on another dasyatid *D. americana*, could mean that there have heen *two* parallel ecological crossovers, hut a more probable explanation is that following a single initial ecological transfer there was subsequent corresponding speciation hetween parasites and hosts.

The occurrence of strict species-specificity, with " closely " related parasites heing restricted to similarly related hosts, can he explained only as a result of corresponding speciation of parasites and hosts : as a host stock diverged, monogeneans on the " daughter " species could have survived only by becoming adapted to any " new " features of tbe new host, wbether they were structural, physiological, or hehavioural. It is very probable that speciation among hosts has sometimes presented insurmountable hazards for tbe parasite, as may be inferred from the occurrence of diclidophorans on gadids (Llewellyn & Tully, 1969). Presumably an ancestral gadid harboured a host-specific *Diclidophora* species, and as the host stock diverged to give rise to *Micromesistius*, *Pollachius*, *Merlangius* (*Odontogadus*), etc., so the parasite stock kept pace in diverging correspondingly into *Diclidophora minor*, *D. denticulata* (and *D. pollachius*) and *D. merlangi* respectively. The process is still going on, and *D. esmarkii* appears not yet to he restricted to either *Trisopterus esmarki* or *T. minutus* hut, in areas where tbe bost distributions overlap, to he ahle to parasitize hoth these gadids (Llewellyn, Macdonald and Green, 1980). However, many, and perhaps most, gadids appear to have lost their diclidophoran parasites (Llewellyn and Tully, 1969), and in European waters the cod *Gadus morrhua* and the haddock *Melanogramus aeglifinus* are examples of gadids known not to harhour a diclidophoran.

If now the ahove situation with respect to corresponding speciation in gadids and diclidophorans is assumed to he typical of the general picture of corresponding evolution in vertehrates and their

Source : MNHN, Paris

monogenean parasites, it follows that it is extremely likely that many monogenean stocks will have flourished and subsequently become extinct. Indeed, since it has been estimated that most (> 90 % ?) of the palaeozoic animal species became extinct at the end of that period, the inference is that modern monogeneans differ substantially, in both numbers and variety of species, from their palaeozoic ancestors. In the absence of fossil monogeneans, it may be pertinent to consider further parallelism with other animals : there is considerable evidence for evolutionary stasis, e.g. some vertebrates are thought not to have changed much since palaeozoic times. Then, since many monogenean infections are uni-specific with " congeneric pairs " being relatively rare, and with the evolution of monogeneans being more a matter of " competition with the host " than of intra-specific competition, it is to be expected that some present-day monogeneans may well be relicts.

THE NATURE OF SPECIFICITY

The physiological basis for host-specificity was for a long time surmized (e.g. by Nybelin and by Bychowsky) to be " haemotactic ", but experimental evidence supporting the hypothesis awaited the elegant investigations of Kearn (1967) on host-finding in *Entobdella soleae* which showed that the attachment of the oncomiracidium took place only after recognition of the specific mucus of the host. Such chemo-reception does not, however, appear to be universal among monogeneans since Paling (1969) found that larvae of *Disocotyle sagittata* did not respond to mucus from its host *Salmo trutta*. But whatever the mechanics of host-recognition may be, successful establishment appears to be restricted to a particular host or hosts.

Under experimental conditions Izjumova (1970) and Molnar (1971) found that some larval dactylogyrids, even if they very occasionally became attached to unusual species of hosts, persisted only a short time and disappeared before reaching sexual maturity.

In the course of various investigations of several parasite-host systems, e.g. *Gastrocotyle trachuri* and *Pseudaxine trachuri* on *Trachurus trachurus* and *Plectanocotyle gurnardi* on *Trigla cuculus*, thousands of parasites (including early larvae) have been recorded from thousands of hosts by my students and me, but in only one parasite-host complex (*Diclidophora* spp/*Trisopterus* spp, see p. 289) has a parasite other than the expected one been observed, and this unusual occurrence has been interpreted as " evolution in action " (see Llewellyn, Macdonald and Green, 1980).

Ktari (1971) found gastrocotylid and hexostomatid post-larvae, but no adults, on unusual hosts ; moreover such larvae had usually reached the same stage of what was thought to be arrested development. While bearing in mind the possibility that such post-larvae were utilizing intermediate hosts, as had been postulated by Bychowsky and Nagibina (1967), Ktari nevertheless was of the opinion that the post-larvae were unable to continue development on their unusual hosts and were doomed to perish.

It may be concluded then that " selection " of the specific host is obligatory for the successful establishment of the parasite ; other factors, e.g. size compatability, appropriate attachment apparatus, etc., may be important for the subsequent maintenance of the specific relationship, but the primary factor is some physiological phenomenon acting at the time of invasion. If such a factor, e.g. a chemical attractant in the skin-mucus of the normal host were by chance present in the mucus of an unrelated fish in the same habitat, an opportunity for ecological transfer might occur.

CORRESPONDING EVOLUTION IN MONOGENEANS AND THEIR HOSTS

The relationship between the major groups of monogeneans and their hosts is illustrated in Fig. 1 in which the phylogeny of the hosts is based on Moy-Thomas and Miles (1971) and that of the

Source : MNHN, Paris

parasites on Llewellyn (1970). The scheme for monogeneans is based mainly on studies of ontogeny which have revealed patterns of consecutively developing primary (marginal hooks), secondary (hamuli) and tertiary (baptoral loculi, clamps/suckers, pseudohaptoral plectana, etc.) attachment organs accompanied by corresponding variations in the feeding apparatus and some other features (Llewellyn, 1970). This scheme differs substantially from Bychowsky's (1957) classification based mainly on the numbers of marginal hooks in the larva (see Llewellyn, 1970) but recognizes the same four (or five) major groups as Lambert's (1980) phylogenetic scheme based mainly on patterns of ciliated epidermal cells and of sensilla in the larva.

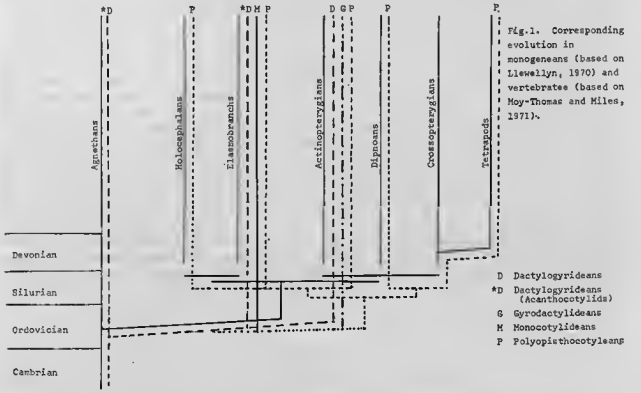


Fig.1. Corresponding evolution in monogeneans (based on Llewellyn, 1970) and vertebratee (based on Moy-Thomas and Miles, 1971).

The present evolutionary scheme has been amplified by the inclusion of information I have been privileged to receive, before its publication, from Dr. G. Malmberg of Stockholm and Mr. T. McDonald of Nanaimo, about acanthocotylids which they, quite independently of each other, have discovered on myxinids. The phylogenetic significance of these new host records is the inference that acanthocotylids appear now to be the most " ancient " of living monogenean parasites. However, their possession of a pseudohaptor and of a pair of centrally-placed marginal hooks on the larval haptor indicates that, though occurring on the " oldest " of vertebrates (Agnathans), they are likely to have diverged already from the protomonogenean (assumed to have all its marginal hooks on the periphery of the haptor, to have hamuli between marginals II and III and to lack a pseudohaptor).

A further consequence of the discovery of acanthocotylids on agnathans is the inference that dactylogyrideans had already differentiated in Ordovician times, and when this is considered alongside the radiation of the polyopisthocotyleans with their gnathostome hosts in the Devonian, it follows that the two largest groups of modern monogeneans were already distinct in Palaeozoic times. Moreover, there is no evidence to suppose that the other two major groups, the monocotylideans and gyrodactylideans, did not arise at about the same time. If then all these four main groups of monogeneans had already differentiated in the palaeozoic, and may indeed have shared a common host-stock, relicts of them may have persisted on any of the vertebrate lines which arose at that time. This

Source : MNHN, Paris

might explain the enigmatic occurrence of some monogeneans on "unusual" hosts e.g. *Euzetrema* as a dactylogyridean on an urodele, *Amphibdelloides* as a dactylogyridean on the elasmobranch *Torpedo*, and *Enoplocotyle* as a protoacanthocotylid dactylogyridean on the teleost *Muraena*. It remains very probable however, that some curious host-parasite associations e.g. *Oculotrema* on *Hippopotamus* and *Isancistrum* on the cephalopod *Alloteuthis* are the results of ecological transfer. Against the above background it is possible to speculate that the earliest monogeneans may have diversified while sharing a common host stock, the earliest vertebrates. Later, the main groups of parasites became increasingly committed to various diverging host stocks, remaining evolutionarily "static" until the "explosions" of dactylogyrideans, gyrodactylideans and mazocraeioidean polyopisthocotyleans on the teleosts. If then the major divergences in monogeneans took place in the Palaeozoic, the evolutionary time scale would be very different from that of Bychowsky (1957, Fig. 310) where the main groups are represented as having arisen in the Mesozoic, i.e. long after the separation of the major groups of hosts.

If there has in fact been a general correspondence in the evolution of monogeneans and vertebrates, then it is possible that interpretations of evolutionary pathways in the parasites could help in solving problems of vertebrate phylogeny. Since the interrelations of the various major groups of vertebrates are unknown, all of them appearing to have been distinct when first present in the fossil record (Nelson, 1976), they have been linked to each other by various palaeontologists in almost as many ways as the mathematical combinations permit. The present brief review of corresponding evolution suggests that, on the evidence of the inter-relationships of polypisthocotyleans, where the polystomatid parasites of dipnoans and tetrapods, with their unarmed haptoral suckers, appear to be nearest the original stock, an ancestral dipnoan/tetrapod (perhaps the crossopterygians lost their polystomatids) may have been the most primitive group of gnathostomes, a view for which there would be some support from palaeontology (e.g. Jarvick, 1968). If, however, the weight of evidence about vertebrate ancestry should show convincingly that dipnoans and tetrapods arose later than elasmobranchs and actinopterygians, which are the hosts of polyopisthocotyleans with armed suckers, then there would be an increased need for parasitologists to attempt to determine whether the polystomatid suckers are secondarily simple through having lost their sclerites.

REFERENCES

Bychowsky, B. E., 1957. — *Monogenetic trematodes, their classification and phylogeny*. Moscow : Leningrad. Academy of Sciences, USSR.

Bychowsky, B. E. and Nagibina, L. F., 1967. — On « intermediate » hosts of monogeneids (Monogenoidea) Akademi Nauk SSR, *Parasitology* (USSR), *1*, 117-24.

Izjumova, N., 1970. — On the specificity of some species of the genus *Dactylogyrus* Diesing 1850. *Parasitology* (USSR), *4*, 466-72.

Jarvick, E., 1968. — Aspects of vertebrate phylogeny. *Nobel Symposium*, *4*, 497-527.

Kearn, G. C., 1967. — Experiments on host-finding and host-specificity in the monogenean skin parasite *Entobdella soleae*. *Parasitology*, *57*, 585-605.

Ktari, M. H., 1971. — Recherches sur la reproduction et le développement de quelques monogènes (Polyopisthocotylea) parasites de poissons marins. Thesis : Université de Montpellier.

Lambert, A., 1980. — Oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea (Plathelminthes). *Annales de Parasitologie* (Paris), *55*, 281-325.

Llewellyn, J., 1957. — Host-specificity in monogenetic trematodes. In *First symposium on host specificity among parasites of vertebrates*, Neuchâtel : Paul Attinger.

Llewellyn, J., 1970. — Taxonomy, genetics and evolution of parasites. Monogenea. Proceedings of Second International Congress of Zoology. *Journal of Parasitology*, *56* (4, Section 2, Part 3), 493-504.

Llewellyn, J., Macdonald, S., and Green, J. E., 1980. — Host-specificity and speciation in diclidophoran

Source : MNHN, Paris

(monogenean) gill parasites of trisopteran (gadoid) fishes at Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association, U.K., 60*, 73-9.

Llewellyn, J. and Tully, C. M., 1969. — A comparison of speciation in dielidophorinean monogenean parasites and in their fish hosts. *Journal of Fisheries Research Board of Canada, 26*, 1063-74.

Molnar, K., 1971. — Studies on gill parasitosis of the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) caused by *Dactylogyrus lamellatus* Achmerov, 1952. *Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae, 21*, 267-89.

Moy-Thomas, J. A. and Miles, R. S., 1971. — *Palaeozoic Fishes*. London : Chapman and Hall.

Nelson, J. S., 1976. — *Fishes of the world*. New York, London : John Wiley and Sons.

Paling, J. E., 1969. — The manner of infection of trout gills by the monogenean parasite *Discocotyle sagittata*. *Journal of Zoology London, 159*, 293-309.

DISCUSSION

Burt. — Which forms have tanned eggs ?

Llewellyn. — All except *Gyrodactylus*. This would serve to allow passage of eggs through the gut of crustacean, etc... Tanned eggs also occur in Turbellarians.

Lambert. — Does the specificity operate at the level of host infestation, for example fixation onto the host surface ?

Llewellyn. — Possibly, but we have only one example of the oncbomiracidium of a species being capable of identifying host mucus.

Burt. — One of my students has shown the same phenomenon for an ancyrocephaline on perch.

Bourgat. — Le modèle de l'angle de l'exigence de fixation s'applique parfaitement aux oncomiracidiums de *Polystoma* qui sont, expérimentalement, capables de se fixer sur plusieurs espèces de têtards d'Amphibiens. L'angle d'exigence de fixation est donc large.

Il est limité, dans un premier temps, par les conditions éco-éthologiques : dans la nature, un oncomiracidium ne rencontre pas n'importe quel têtard, comme cela lui est donné en laboratoire.

L'angle d'exigence de développement est, lui, très limité, et, pratiquement, une seule espèce de *Polystoma* parvient à se maintenir sur une espèce d'Amphibien et à franchir le cap des métamorphoses de l'hôte. .

Dupouy. — A partir de quel groupe de poissons s'est opérée la divergence entre les Monopisthocotylea et les Polyopisthocotylea ?

Llewellyn. — We cannot give a precise answer, probably before the Devonian.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

QUELQUES ASPECTS DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES *DIPLECTANIDAE* BYCHOWSKY, 1957 (MONOGENEA, MONOPISTHOCOTYLEA)

PAR

Guy Oliver

La famille des *Diplectanidae*, Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea, Dactylogyridea), est caractérisée par un ovaire entourant le caecum digestif droit et un hapteur muni de deux paires de hamuli réunies par trois pièces transversales articulées. Elle peut être divisée en quatre sous-familles :

- *Diplectaninae* Monticelli, 1903 (un ou deux squamodisques)
- *Lamellodiscinae* Oliver, 1969 (un ou deux lamellodisques)
- *Rhamnocercinae* Monaco, Wood et Mizelle, 1954 (épines dorsales et ventrales avec épines ou plaques latérales)
- *Murraytrematoidinae* nov. sub.-fam. (pas d'organes adhésifs accessoires).

I. — Spécificité

1. — Spécificité au niveau des genres.

Trois genres seulement comprennent suffisamment d'espèces pour pouvoir être pris en considération.

— Sur 46 espèces de *Diplectanum* Diesing, 1858, quinze sont parasites de *Sciaenidae* dont deux sont simultanément parasites de deux autres familles de poissons. Bien que les espèces qui le composent soient oioxènes ou sténoxènes, ce genre est le plus ubiquiste de la famille.
— Dix espèces de *Cyclopectanum* Oilver, 1968 sur 14 sont parasites de *Serranidae* et l'une d'elles se rencontre simultanément chez un *Percichthyidae*.
— Sur 26 espèces de *Lamellodiscus* Johnston et Tiegs, 1922, 24 (92,3 %) sont parasites de *Sparidae* et l'une d'elles est simultanément parasite de *Centracanthidae*.

2. — Spécificité au niveau des sous-familles.

— Les 4 espèces de *Rhamnocercinae* sont parasites de Percoidei.
— Sur 14 espèces de *Murraytrematoidinae*, 10 espèces (71,5 %) sont parasites de Perciformes dont 9 espèces (64,3 %) sont parasites de Percoidei.
— Sur 38 espèces de *Lamellodiscinae*, 37 espèces (97,4 %) sont parasites de Perciformes. Toutes sont parasites de Percoidei et 25 espèces (65,8 %) sont parasites de *Sparidae*.
— Sur 81 espèces de *Diplectaninae*, 74 espèces (91,4 %) sont parasites de Perciformes dont 64 espèces (79 %) sont parasites de Percoidei. Parmi ces dernières, 32 espèces (39,5 %) sont parasites de *Sciaenidae* et *Serranidae*.

Source : MNHN, Paris

2. — Spécificité au niveau de la famille.

Sur 137 espèces de *Diplectanidae* parasitant 9 ordres de Téléostéens, 125 espèces (91,2 %) sont parasites de Perciformes qui représentent d'après Nelson (1976) 36,6 % des Poissons et 14 espèces (10,2 %) sont parasites de 8 ordres représentant 38,6 % des Poissons (2 espèces parasitent simultanément des Perciformes et des poissons appartenant à un autre ordre).

Parmi les parasites de Perciformes, 114 espèces (83,2 % du total) sont parasites de Percoidei qui représentent 17,5 % des Poissons et parmi elles 72 espèces (52,9 % du total) sont parasites de *Sparidae* (27 espèces), de *Sciaenidae* (21 espèces), de *Serranidae* (15 espèces) et de *Theraponidae* (9 espèces) qui représentent en tout 3,4 % des Poissons et 9,4 % des Perciformes.

Un calcul de χ^2 montre que la différence entre le pourcentage de *Diplectanidae* chez les Perciformes et les Percoidei et l'importance de ces groupes de Poissons est statistiquement significative.

La spécificité de la famille des *Diplectanidae* est également marquée par le nombre d'espèces oioxènes : 75,7 % (de 73 à 86 % selon la sous-famille) et le nombre moyen d'hôtes par espèce : 1,4.

II. — Réceptivité des hôtes

Les différents parasites branchiaux apparaissent chez des hôtes de taille différente et caractéristique pour chaque espèce :

- 3- 5 cm pour les *Diplectanidae*
- 8-18 cm pour les *Microcotylidae*
- 13-15 cm pour les Copépodes

chez *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) et *Sparus aurata* Linnaeus, 1758.

Un lot de 65 *Dicentrarchus labrax*, nés fin janvier 1978 par reproduction artificielle et non parasités (contrôle sur 50 individus), ont été infestés expérimentalement fin mars avec *Diplectanum aequans*. Aucun de ces poissons n'a été parasité.

Dans un deuxième lot de 40 poissons, de même origine et de même âge, infestés à la mi-mai, 7 individus (17,5 %) étaient parasités par *Diplectanum aequans*.

Comme l'a montré Prost (1963) chez la Carpe, *Dicentrarchus labrax* présente une période de non-infectivité à l'égard de *Diplectanum aequans* de l'ordre de deux mois, qui peut être liée au développement incomplet des branchies.

III. — Les *DIPLECTANIDAE* « marqueurs biologiques »

La spécificité oioxène ou sténoxène que présentent beaucoup d'espèces de *Diplectanidae* peut permettre, dans certains cas, de les considérer comme « marqueurs biologiques ».

Dans le Golfe de Gascogne : *Argyrosomus regius* (Asso, 1801) = *Sciaena aquila* (Lacépède, 1803), héberge trois espèces de *Diplectanidae* : *Diplectanum sciaenae* Van Beneden et Hesse, 1863, *Diplectanum bocqueti* Oliver, 1980 et *Diplectanum dollfusi* Oliver, 1980 et une espèce de *Calceostomatidae* : *Calceostoma calceostoma* (Wagener, 1857).

Le matériel obligeamment communiqué par le Docteur I. Paperna montre que, dans le Bardawil Lagoon (Sinaï, Égypte), ce poisson héberge les mêmes espèces, plus *Diplectanum similis* Bychowsky, 1957 et une espèce indéterminée de *Dactylogyridae*.

Diplectanum similis, déjà signalé par Paperna et Lahav (1975) sur le même hôte et dans la même station, était seulement connu chez *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 = *Corvina nigra* Cuvier, 1830 (Bychowsky, 1957 : 20 et 166 ; Oliver, 1968 et 1970).

Tixerant (1974 : 97-100) a démontré par l'étude des otolithes l'existence de deux races atlantiques dont il n'a pu déterminer la zone de contact : l'une dans le Golfe de Gascogne, l'autre sur les côtes de Mauritanie où il a trouvé quelques individus qu'il suppose d'origine méditerranéenne.

Source : MNHN, Paris

Le spectre parasitologique que présente *Argyrosomus regius* dans le Golfe de Gascogne et en Méditerranée orientale pourrait traduire une différence raciale de ces deux populations.

IV. — Parasitisme congénérique

Euzet (1972) signale que les doublets congénériques sont nombreux et cite plusieurs exemples chez les *Diplectanidae*. D'autres cas ont été signalés dans cette famille (Oliver, 1970, 1974, 1976 ; Lambert et Maillard, 1976) où il existe des triplets et des associations plus nombreuses.

Dans le Golfe de Gascogne (Atlantique oriental) *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 est parasitée par *Diplectanum banyulensis* Oliver, 1968 et *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974.

Sur 53 *Umbrina canariensis* mesurant de 16 à 49 cm de longueur totale, 39 (73,6 %) étaient parasitées parmi lesquelles 38 (97,4 %) étaient parasitées par *Diplectanum banyulensis* et 26 (26,6 %) par *Diplectanum labourgi*.

Un examen plus détaillé de ce parasitisme montre que :

- 25 Ombrines (64,1 %) étaient parasitées par *Diplectanum banyulensis* et *Diplectanum labourgi* simultanément,
- 13 Ombrines (33,3 %) étaient parasitées par *Diplectanum banyulensis* seul,
- 1 Ombrine (2,6 %) était parasitée par *Diplectanum labourgi* seul.

Bien que l'échantillon soit relativement faible, on note que chez *Umbrina canariensis*, la dominance d'une espèce de *Diplectanum* sur l'autre est fonction de la taille de l'hôte :

- les Ombrines de moins de 16 cm ne sont pas parasitées et peuvent le rester jusqu'à 36 cm,
- les *Diplectanum* apparaissent à partir de 16 cm, *Diplectanum banyulensis* apparaît le premier et peut rester seul jusqu'à 23,5 cm tandis que *Diplectanum labourgi* apparaît à partir de 20 cm,
- *Diplectanum banyulensis* domine toujours jusqu'à 33 cm,
- entre 33 et 39 cm *Diplectanum banyulensis* et *Diplectanum labourgi* peuvent dominer selon l'hôte,
- *Diplectanum labourgi* domine au-dessus de 39 cm. Cette espèce se trouvait seule chez une Ombrine de 45 cm, ce qui semble confirmer qu'on aboutit probablement à l'exclusion de *Diplectanum banyulensis* par *Diplectanum labourgi* chez les Ombrines de grande taille.

V. — Spécificité et biochimie des hôtes

Certains cas permettent de noter une relation entre la spécificité de parasites branchiaux et la biochimie de leurs hôtes.

1. — Cas des *Dicentrarchus* Gill, 1860.

Dicentrarchus labrax (Linnaeus, 1758) et *Dicentractus punctatus* (Bloch, 1792) sont parasités par deux Monogènes : *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) et *Microcotyle labracis* Van Beneden et Hesse, 1863, et un Copépode : *Lernanthropus kroyeri* Van Beneden, 1861.

La prévalence de ces parasites présente une différence statistiquement significative entre les deux hôtes qui constituent chacun l'hôte principal pour l'une des deux espèces de Monogènes et l'hôte secondaire pour l'autre espèce. Or, Tournamille (1975) a mis en évidence des différences biochimiques entre ces deux espèces de *Dicentrarchus*.

2. — Cas des *Diplodus* Rafinesque, 1801.

Diplodus annularis (Linnaeus, 1758), *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758) et *Diplodus vulgaris* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), dont l'écologie est assez semblable (Tortonèse, 1965), se différencient des autres *Sparidae* par le nombre d'espèces de *Lamellodiscus* qu'ils hébergent. Le même phénomène se produit avec les *Microcotylidae* (Euzet et Combes, 1980).

Source : MNHN, Paris

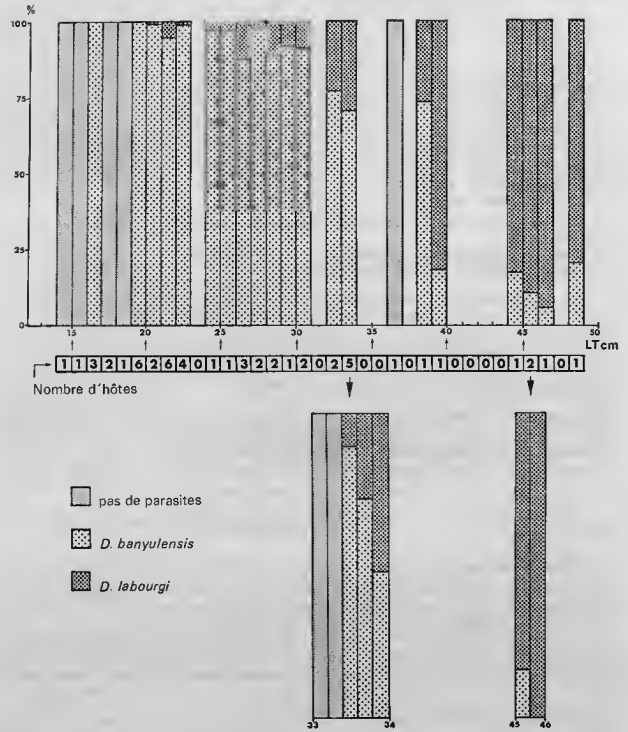


Fig. 1. — Évolution de la dominance de *Diplectanum bonyulensis* Oliver, 1968 et *Diplectanum labourgi* Oliver, 1974 chez *Umbrina canariensis* Valenciennes, 1843 (Teleostei, *Sciaenidae*).

Source : MNHN, Paris

Fréquence des Monogènes et des Copépodes branchiaux
chez les Poissons du genre *Dicentrarchus* Gill, 1860 dans le Golfe de Gascogne.

Parasites	Hôtes	Nombre de poissons		Prévalence	Différence significative et seuil
		disséqués	parasités		
Diplectanum aequans	*D. labrax*	131	77	58,8 50,2 — 67,4	+
	D. punctatus	113	14	12,4 6,2 — 18,6	$P > 10^{-3}$
Microcotyle labracis	*D. labrax*	131	16	12,2 6,5 — 17,9	+
	D. punctatus	110	84	76,4 68,3 — 84,5	$P > 10^{-3}$
Lernanthropus kroyeri	*D. labrax*	131	54	41,2 32,6 — 49,8	+
	D. punctatus	113	83	73,5 65,2 — 81,8	$P > 10^{-3}$

Le spectre parasitaire des *Lamellodiscus* chez *Diplodus annularis* et *Diplodus sargus* est presque identique. Comme il existe peut-être une possibilité d'hybridation entre ces deux poissons (De La Paz 1975 ; Sardou, 1976), ce résultat est conforme aux observations de Bychowsky (*in* Baer et Euzet, 1961 : 298) et Hargis (1957).

La superposition du spectre parasitaire et de l'arbre phylétique des *Diplodus* (De La Paz *et al.*, 1974) ne présente pas de corrélation particulière. Par contre, les électrophorèses des protéines solubles des cristallins (Pichot et Pollard, 1970) montrent une grande similitude entre ces trois *Diplodus* qui se différencient des autres *Sparidae* par les mêmes caractères biochimiques.

3. — Cas des *Serranus* Cuvier, 1817.

Dans le Golfe du Lion, *Protolamellodiscus serranelli* (Euzet et Oliver, 1965) parasite *Serranus hepatus* (Linnaeus, 1758) (35,2 %) et *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758) (28,1 %).

La population de *Serranus cabrilla* vivant sur les rochers littoraux se différencie de la population vivant sur les fonds sablo-vaseux par la coloration (« rouge » au lieu de « jaune ») et par la prévalence du *Diplectanidae* parasite (35,3 % et 11,8 % respectivement).

La différence de prévalence n'est pas statistiquement significative entre *Serranus hepatus* et *Serranus cabrilla* « rouge ». Par contre, elle est significative entre *Serranus hepatus* et *Serranus cabrilla* « jaune » qui vivent dans le même milieu, ainsi qu'entre « Serrans rouges » et « Serrans jaunes » qui appartiennent à la même espèce.

L'électrophorèse des protéines du cristallin (Oliver *et al.*, en préparation) permet de différencier les deux espèces. Par contre, les deux populations de *Serranus cabrilla* présentent un polymorphisme biochimique permettant de reconnaître trois types : A, AB et B. Le type A prédomine chez les « Serrans jaunes » tandis que le type B prédomine chez les « Serrans rouges » et existe seul chez *Serranus hepatus*.

Source : MNHN, Paris

VI. — Discussion

Malgré une dispersion zoologique assez importante, les calculs statistiques permettent de constater que les *Diplectanidae* présentent des affinités assez précises permettant, dans certains cas, de les considérer comme « marqueurs biologiques ».

L'évolution dans le temps de la réceptivité d'un hôte à l'égard de ses parasites ou du parasitisme congénérique chez une espèce-hôte donnée pourrait être liée directement ou indirectement à une évolution ou une modification parallèles de facteurs biochimiques et/ou immunologiques, ou même hormonaux.

Certains cas étudiés montrent un parallélisme entre la biochimie des bôtes et la spécificité parasitaire. O'Rourke (1961) considère que les antigènes spécifiques sécrétés par les poissons dans leur mucus pourraient être en partie responsables de la détection des hôtes par certains de leurs parasites.

De nouvelles recherches devront s'attacher plus particulièrement à l'étude de ces aspects biologiques et biochimiques du parasitisme des *Diplectanidae*.

BIBLIOGRAPHIE

Baer, J.-G. et Euzet, L., 1961. — Classe des Monogènes. *In* : Traité de Zoologie, Anatomie, systématique, biologie. Tome IV. Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens. (Premier fascicule), Grassé P. P. Dir. : 243-325. Paris, Masson.

Bychowsky, B. E., 1957. — Systématique et phylogénie des Trématodes Monogènes (en russe). Moscou, Éditions de l'Académie des Sciences : 1-509.

De la Paz, R., 1975. — Systématique et phylogenèse des Sparidae du genre *Diplodus* Raf. (Pisces, Teleostei). *Trav. Docum. O.R.S.T.O.M.*, 45 : 1-96.

De la Paz, R., Bauchot, M.-L. et Daget, J., (1973) 1974. — Systématique et phylogenèse des *Diplodus* du groupe *sargus*. *Acta biol. jugosl. Ichthyologia*, 5 (1) : 113-128.

Euzet, L., 1972. — Parasitisme branchial simultané par deux espèces congénériques de Monogenea monopisthocotylea. Comptes Rendus du 1e. Multicolloque européen de Parasitologie, Rennes 1-4 sept. 1971 : 76-77.

Euzet, L. et Combes, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 40 : 239-285.

Hargis, W. J., 1957. — The host-specificity of monogenetic trematodes. *Expl Parasit.*, 6 : 610-625.

Lambert, A. et Maillard, C., (1975) 1976. — Répartition branchiale de deux Monogènes : *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing, 1858 et *Diplectanum laubieri* Lambert et Maillard, 1974 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasites simultanés de *Dicentrarchus labrax*. *Annls. Parasit. hum. comp.*, 50 (6) : 691-699.

Nelson, J. S., 1976. — Fishes of the world. New York-London-Sydney-Toronto, Wiley Interscience Publication : 1-416.

Oliver, G., 1968. — Recherches sur les *Diplectanidae* (*Monogenea*) parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. I. *Diplectaninae* Monticelli, 1903. *Vie Milieu*, 19 (1-A) : 95-138.

Oliver, G., (1969) 1970. — Recherches sur les *Diplectanidae* (Monogenea) parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. III. Biologie. *Vie Milieu*, 20 (2-A) : 397-420.

Oliver, G., 1974. — Observations sur la biologie et l'écologie des *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). Proceeding of the Third international Congress of Parasitology, München, 25-31 august 1974, 1 : 331-332.

Oliver, G., 1976. — Nouvelles observations sur la biologie et l'écologie de quelques *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea). *In* : Études sur les Monogènes (en Russe). *Trudy. Akad. Nauk. SSR*, nouv. Sér., 34 (137) : 104-109.

Source : MNHN, Paris

OLIVER, G., PICHOT, Y. et PICROT, P., 1981. — Contribution à l'étude des Serrans, *Serranus* Cuvier, 1817 (Pisces, *Serranidae*), de la Réserve biologique sous-marine de Cerbère — Banyuls (Pyrénées-Orientales, France) (en préparation).

O'ROURKE, F. J., 1961. — Presence of blood antigens in fish mucus and its possible parasitological significance. *Nature, Lond.*, 189, (4768) : 943.

PAPERNA, I. et LAHAV, M., 1975. — Parasites of fishes of the hypersaline Bardawil lagoon, North Sinaï. A preliminary communication. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 23 (3) : 127-128.

PICROT, P. et POLLARD, D. A., 1970. — Étude électrophorétique des protéines du cristallin de Sparidés et Centracanthidés méditerranéens. *Revue Trav. Inst. (scient. techn.) Pêch. marit.*, 34 (1) : 81-88.

PROST, M., 1963. — Investigation on the development and pathogenicity of *Dactylogyrus anchoratus* (Duj., 1845) *D. extensus* Mueller et V. Cleave, 1932, for bredding carps. *Acta. parasit. pol.*, 11 (2) : 17-48.

SARDOU, J., 1976. — Sur un exemplaire anormal de *Diplodus* (Pisces, Sparidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., 376 (Zool. 264) : 467-474.

TIXERANT, G., 1974. — Contribution à l'étude de la biologie du Maigre ou Courbine, *Argyrosomus regius* Asso = *Sciaena aquila* Lacépède (Famille : *Sciaenidae*) sur la côte de Mauritanie. Marseille, Université d'Aix-Marseille, Thèse d'Université : 1-146. (multigr.).

TORTONÈSE, E., 1965. — Biologie comparée de trois espèces méditerranéennes de *Diplodus* (Pisces, Sparidae). *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 18 (2) : 189-192.

TOURNAMILLE, J., 1975. — Contribution à l'étude électrophorétique des protéines sériques et cristalliniennes chez le Loup *(Dicentrarchus labrax* L. et *Dicentrarchus punctatus* B.). Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de Spécialité : 1-129 (multigr.).

DISCUSSION

MAILLARD. — La dominance de l'une ou l'autre espèce de Diplectanidae observée chez *Umbrina canariensis* en fonction de la taille, me paraît devoir être rapprochée des résultats obtenus par Noisy et moi-même chez la Daurade (*Sparus aurata*) avec un monogène, *Microcotyle chrysophrii*.

En étudiant la répartition de ce Monogène sur les quatre arcs branchiaux, on s'aperçoit que le 1er et le 4e arcs sont les plus infestés chez les jeunes individus (répartition en « U »), alors qu'après l'inversion sexuelle du Poisson, la majorité des *Microcotyle* se rencontrent uniquement sur le 4e arc (répartition en J).

Nous avions envisagé plusieurs hypothèses pour expliquer ce phénomène, mais, après cette communication, il semble bien que l'hypothèse de deux espèces nommées actuellement *M. chrysophrii* soit la bonne, et que une seule de ces espèces peut subsister sur les Poissons âgés, comme c'est le cas pour *D. labourgi* chez *U. canariensis*.

EUZET. — J'estime que M. Oliver a raison de placer certaines espèces décrites dans le genre *Murraytrema-toides* parmi les Diplectanidae.

Bien que ces Monogènes ne possèdent pas de squamodisques, la morphologie des bamuli, le nombre et la position des barres transversales et la disposition de l'ovaire entourant la branche intestinale, sont des traits caractéristiques de Diplectanidae.

La question de la place exacte des espèces de *Murraytrematoides* à ovaire intercaecal et du genre *Murraytrema* reste cependant posée.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE ET ÉVOLUTION DES MONOGENEA MONOCOTYLIDAE, PLATHELMINTHES PARASITES DE SÉLACIENS

PAR

Alain LAMBERT

Chez les Monogènes, les problèmes de spécificité parasitaire vis-à-vis de l'hôte Poisson ont été développés par Bychowsky, 1957, Llewellyn, 1957, Baer et Euzet, 1961. Aussi, pour ces Plathelminthes, parler de « spécificité étroite » puis de « spécificité oioxène et sténoxène » (Euzet et Combes, 1980) est devenu un lieu commun. Lorsqu'il y a des cas de spécificité euryxène, ils sont souvent considérés comme des phénomènes relevant de transferts écologiques. Ainsi, le problème de l'évolution des Monogènes est indissociable de celui de l'évolution de leurs hôtes.

Les Sélaciens hébergent des Monogènes appartenant à sept familles différentes : les Acanthocotylidae Price, 1936, les Amphibdellatidae Bychowsky, 1957, les Hexabothriidae Price, 1942, les Loimoidae Bychowsky, 1957, les Microbothriidae Price, 1936, les Monocotylidae Taschenberg, 1879 et les Capsalidae Baird, 1853. De toutes ces familles, seules les six premières sont inféodées aux Sélaciens.

Les Acanthocotylidae et les Microbothriidae présentent des modes de fixation très spécialisés ; ils méritent une étude détaillée et comme beaucoup de familles de Monogènes, une révision basée sur l'analyse de nouveaux critères. Si les premiers sont des parasites de Rajidae, les seconds se rencontrent sur d'autres Sélaciens, plus variés. Dans les deux cas, certains genres ont été signalés chez des Téléostéens.

Les Amphibdellatidae sont un petit groupe strictement limité aux Torpilles. Quant aux Loimoidae, leurs affinités sont discutables, car si le hapteur les rapproche des Monocotylidae, ils présentent à l'inverse des caractères anatomiques fort différents ; en particulier, l'ovaire n'entoure pas une branche du tube digestif comme cela est le cas chez les Monocotylidae.

A l'occasion d'une révision systématique de la famille des Hexabothriidae, Euzet et Maillard (1974) ont pu superposer leur nouvelle conception de la phylogénèse de ces Monogènes avec celle de leurs hôtes mettant en évidence une évolution parallèle en général conforme à la règle de Farenholz. Quelques cas cependant relèvent de phénomènes de capture.

A la suite de ce travail, nous avons repris le problème des Monocotylidae, eux-aussi parasites de Sélaciens, afin de comparer les modalités du parasitisme dans ces deux familles fort différentes par ailleurs puisqu'appartenant respectivement aux Polyopisthocotylea et aux Monopisthocotylea.

A. — SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE CHEZ LES MONOCOTYLIDAE

Depuis la révision partielle de Young (1967), peu de travaux ont été consacrés aux Monocotylidae. Cette famille comprend actuellement 58 espèces appartenant à 22 genres répartis en 4 sous-familles : les Dendromonocotylinae, les Monocotylinae, les Calicotylinae et les Merizocotylinae [1].

1. Cet article était sous presse lorsque nous avons eu connaissance du travail de A. R. LAWLER : « Zoogeography and Host-specificity of the Superfamily Capsaloidea Price 1936. Virginia inst. Mar. Sci. 1981 Special paper in marine Science nº 6, 650 p. ».

Source : MNHN, Paris

Le tableau 1 montre la répartition des genres dans les grandes unités systématiques de Sélaciens telles qu'elles ont été définies par Compagno (1973) et amendées par Cappetta (1980).

Dans ce tableau, il ressort les faits suivants :

1) La plupart des Monocotylidae parasitent des Batomorphii. Il y a des exceptions :

a) le parasitisme de la Chimère (Holocéphale) par deux *Calicotyle*.

b) le parasitisme de *Pristiophorus cirratus* (Squalomorphii) par *Gymnocalicotyle inermis* (Calicotylinae)

c) le parasitisme de quelques Galeomorphii par *Cathariotrema selachii* (Merizocotylinae) et par trois espèces de *Calicotyle*.

2) Parmi les Batomorphii, ce sont essentiellement les Rajiformes et les Myliobatiformes qui hébergent la quasi-totalité des Monocotylidae. A chacun de ces taxons est inféodée une sous-famille de Monocotylidae :

Les Dendromonocotylinae se rencontrent chez les Myliobatiformes et les Calicotylinae chez les Rajiformes. Les Monocotylinae et Merizocotylinae sont présents dans chacun de ces ordres avec une spécificité étroite pour chacun des genres de parasites vis-à-vis de leurs hôtes.

Parmi les Batomorpbii, les Torpediniformes et les Pristiformes sont singulièrement pauvres en Monocotylidae : *Empruthotrema torpedinis* chez *Torpedo marmorata* et *Neoheterocotyle impristi* chez *Pristis* sp., en sont les seuls exemples.

3) D'un point de vue écologique, chaque sous-famille de Monocotylidae semble inféodée à un microbiotope particulier. Les Monocotylinae sont branchiaux, les Dendromonocotylinae cutanés et les Calicotylinae ont une tendance à l'endoparasitisme (cloaque, glande rectale, oviductes et coelome). Chez les Merizocotylinae, la majorité des espèces infeste les organes olfactifs, d'autres se retrouvent sur les branchies et la peau.

Ces remarques sont importantes si on considère les exceptions à la spécificité vis-à-vis des hôtes, ainsi :

Alors que les Torpilles ne sont pas des hôtes habituels de Monocotylidae, *Torpedo marmorata* est parasitée par *Empruthotrema torpedinis*, c'est-à-dire un Merizocotylinae dont une autre espèce, *Empruthotrema raiae*, se retrouve sur les Raies. Dans les deux cas, le microbiotope du Ver est l'organe olfactif. Le même phénomène s'observe chez l'espèce *Cathariotrema selachii*, Merizocotylinae de Squales, elle aussi inféodée aux narines.

Gymnocalicotyle inermis a été décrit chez un *Pristiophorus* : ce Monogène, comme les autres Calicotylinae est là aussi interne (oviductes). Cette espèce est très proche systématiquement de *Dictyocotyle coeliaca* (Coelome).

Le genre *Calicotyle* lui-même a été rencontré chez la Chimère (Holocéphale) dans le même microbiotope (cloaque) que les hôtes habituels (*Raja* sp.). Il nous paraît difficile d'expliquer ce parasitisme par autre chose que des phénomènes de capture écologique.

B. — ÉVOLUTION ET ORIGINE DES MONOCOTYLIDAE

L'étude de la morphologie et de l'anatomie des Monocotylidae ne permet pas à l'heure actuelle de mettre en évidence, à l'intérieur de la famille, des relations d'ordre phylétique nettes ; si l'anatomie est assez homogène, sans variations importantes, le hapteur, à l'inverse, a subi de profonds remaniements. La figure 1 schématise les grands types de hapteurs connus. Comme Bychowsky (1957) et Young (1967), nous pensons que le type primitif correspond au schéma suivant : il y a un loculus central d'où rayonnent 8 septums radiaires délimitant 8 loculi périphériques. A chaque septum est associée une

Source : MNHN, Paris

BATOMORPHII							SQUALOMORPHII	GALEOMORPHII
TORPEDINIFORMES	MYLIOBATIFORMES			RAJIFORMES		PRISTIFORMES	PRISTIOPHORIFORMES	
	Dasyatoidea	Myliobatoidea	Mobulidae	Rhinobatoidei	Rajoidei			
Dendromonocotylinae (6 sp.)	*Dendromonocotyle* (4 sp.)	*Clemacotyle* (1 sp.)	*Dendromonocotyle* (1 sp.)					
Monocotylinae (28 sp.)	*Monocotyle* (6 sp.) *Dasybatotrema* (1 sp.) *Decacotyle* (1 sp.) *Diploheterocotyle* (1 sp.) *Heterocotyle* (6 sp.) *Tympanocirrus* (2 sp.)	*Monocotyle* (1 sp.) *Alloheterocotyle* (1 sp.) *Papillocotyle* (2 sp.)		*Anoplocotyloides* (1 sp.) *Horricauda* (2 sp.) *Spinuris* (2 sp.) *Trogrocephalus* (1 sp.)		*Neoheterocotyle* (1 sp.)		
Calicotylinae (12 sp.)				*Calicotyle* (1 sp.)	*Calicotyle* (6 sp.) *Dictyocotyle* (1 sp.)		*Gymnocalicotyle* (1 sp.)	*Calicotyle* (3 sp.)
Merizocotylinae (12 sp.)	*Empruthotrema* (1 sp.) *Thaumatocotyle* (4 sp.)	*Thaumatocotyle* (1sp.)			*Empruthotrema* (1 sp.) *Merizocotyle* (4 sp.)			*Cathariotrema* (1 sp.)

TABLEAU 1. — Répartition des genres de Monocotylidae chez leurs hôtes (Holocéphales exclus).

Source : MNHN, Paris

paire de crochetons larvaires (septum antérieur médian excepté) ; soit un total de 14 crochetons. Une seule paire de hamuli arme ce hapteur ; ils sont au niveau des septums postéro-latéraux (Fig. 1 A).

Il est cependant difficile d'utiliser ces seules variations sur le plan évolutif à l'intérieur des Monocotylidae dont une révision plus complète de tous les genres s'impose. Sur ce point, nous ne pouvons aller plus loin que les conclusions de Young (1967).

Il est par contre intéressant de comparer le parasitisme des Sélaciens par les Monocotylidae à celui des Hexabothriidae. Ceci pour les raisons suivantes ; chacune de ces familles est exclusive aux Sélaciens et chacune appartient aux deux grands types de Monogenea, les Monopisthocotylea (pour la première) et les Polyopisthocotylea (pour la seconde).

Les Monocotylidae sont, nous venons de le voir, anatomiquement assez homogènes. Ils sont d'autre part limités à un groupe d'hôtes écologiquement spécialisés : les Rajiformes et les Myliobatiformes.

A l'inverse, pour les Hexabothriidae, il a été possible d'établir à l'intérieur de la famille des affinités phylétiques basées sur des variations morpho-anatomiques significatives (Euzet et Maillard, 1974). Ces Polyopisthocotylea se sont diversifiés sur tous les Sélaciens et six genres se rencontrent chez les Batoïdes.

Monocotylidae et Hexabothriidae s'opposent par contre à d'autres points de vue : les premiers ont des microbiotopes variés (branchies, peau, narines, cloaque, oviducte, cavité générale) ; les seconds sont inféodés aux branchies. A ceci correspond une plus grande diversité du hapteur chez les Monocotylidae (Fig. 1) ; malgré l'existence de déformations liées à divers modes d'attachement sur la branchie (Euzet et Maillard, 1976), cette diversité du hapteur est relativement moins importante chez les Hexabothriidae.

Si nous considérons ces familles par rapport aux autres Monogènes :

— L'étude des oncomiracidiums des Monocotylidae, si elle confirme leur appartenance au type Monopisthocotylea, montre surtout d'étonnantes ressemblances avec les Dactylogyridea de Téléostéens, au niveau du hapteur, du système excréteur (Kearn, 1968, 1970), des cellules ciliées et de la chétotaxie (Lambert, 1980a).

— L'oncomiracidium des Hexabothriidae est bien du type Polyopisthocotylea, mais il présente des caractères originaux qui le distinguent nettement de celui des Téléostéens (Lambert, 1980a).

Ces remarques sur les données larvaires nous amènent à penser que :

1) Les Hexabothriidae sont dès l'origine des parasites de Sélaciens, ce qui explique chez les adultes l'existence d'une anatomie relativement variée et leur radiation évolutive chez la plupart des Sélaciens. Leur habitat exclusivement branchial étant à l'origine d'une certaine stabilité morphologique du hapteur. Tout ceci se comprend si on considère ce parasitisme comme étant très ancien (Fig. 2).

2) Les Monocotylidae ne sont pas à l'origine des parasites de Sélaciens : il s'agirait d'un phénomène de capture à partir de Monogènes de Téléostéens qui se sont adaptés à des Batoïdes (Fig. 2). Le para-

---

Fig. 1. — Représentation schématique du hapteur des Monocotylidae.
(Les selérites qui arment nombre de ces hapteurs ne sont pas représentés).

A. — Morphoanatomie d'un Monocotylidae. Cet archétype théorique montre les caractères fondamentaux de cette famille : l'ovaire entourant la branche droite du tube digestif et le hapteur organisé en loculi, un loculus central et 8 loculi périphériques séparés par 8 septums radiaires ; il y a 14 crochetons et une seule paire de hamuli.

On retrouve cette disposition primitive du hapteur chez plusieurs genres de Monocotylinae (*Monocotyle*, *Anoplocotyleides*, *Heterocotyle*, *Spinuris*).

B. — Hapteur des Monocotylinae.

B1 : *Dasybatotrema*, *Horricauda*, *Troglocephalus*.

B2 : *Decacotyle*, *Papillocotyle*, *Allaheterocotyle*.

C. — Hapteur des Calicotylinae.

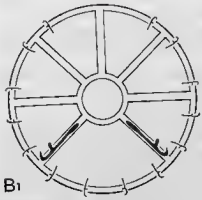
C1 : *Calicotyle* ; C2 : *Dictyocotyle*.

D. — Hapteur des Dendromonocotylinae.

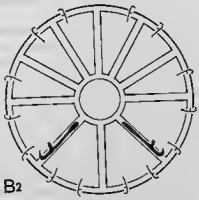
E. — Hapteur des Merizocotylinae.

E1 : *Cathariotrema* ; E2 : *Empruthotrema* ; E3 : *Thaumatocotyle* ; E4 : *Merizocotyle*.

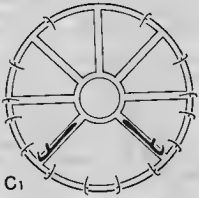
Source : MNHN, Paris



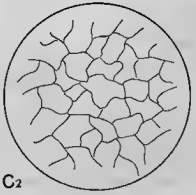
B1



B2

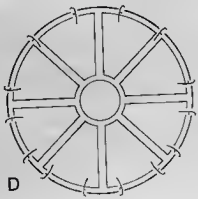


C1

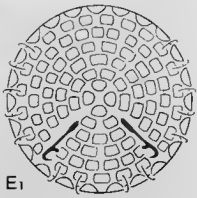


C2

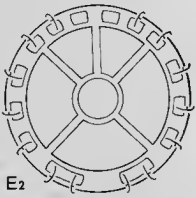
A



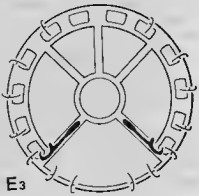
D



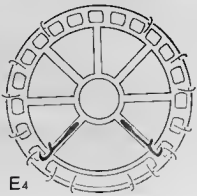
E1



E2



E3



E4

Source : MNHN, Paris

sitisme des Sélaciens par les Monocotylidae serait donc plus récent. L'existence chez eux d'une anatomie homogène des divers genres s'expliquerait par le fait qu'ils n'ont pas eu le temps de se diversifier, contrairement aux Hexabothriidae. Le hapteur des Monocotylidae, par contre, a subi des transformations relativement plus importantes ; cela serait dû à la conquête de microbiotopes variés.

Nous avons ici un nouvel exemple illustrant chez ces ectoparasites une plus grande plasticité adaptative du hapteur par rapport à l'anatomie corporelle. Un phénomène analogue a été déjà mis en évidence chez les Ancyrocephalidae de Mugilidae (Lambert et Sanfilippo, 1977).

Dans chacune des quatre sous-familles de Monocotylidae, le hapteur a subi une évolution au sein même de chaque microbiotope. Cela s'est traduit par l'acquisition ou la disparition de septums, la perte de hamuli dans certains cas (Dendromonocotylinae, quelques Merizocotylinae), l'acquisition de sclérites sur les septums ou la face dorsale du hapteur. A ce sujet, il est remarquable de noter que l'attachement entre les lamelles branchiales est allé de pair chez certains Monocotylinae avec la différenciation de tels sclérites sur la face dorsale du hapteur (*Horricauda*, *Spinuris*). Ces néoformations cuticulaires ne sont pas homologues des hamuli dorsaux des Dactylogyridea dont l'origine corporelle a été démontrée (Lambert, 1980b). Dans les deux cas, il y a, en réponse à une fixation entre deux lamelles branchiales, acquisition d'un système d'attachement dorsal qui s'ajoute au système originel ventral. Mais l'origine ontogénique de ces structures est fondamentalement différente chez les Monocotylidae et chez les Dactylogyridea. Cet argument nous fait penser que la séparation de ces deux groupes de Monogènes est relativement ancienne et qu'au moment de la capture, dont nous avons précédemment discuté, le stock ancestral n'avait pas encore différencié de structures de fixations dorsales.

En résumé, si nous faisons référence aux hôtes, les Rhinobates, parce qu'ils sont les plus anciens Batoïdes actuellement connus (Jurassique supérieur), seraient les hôtes originels des premiers Monocotylidae. Les Monocotylinae actuels issus de cette souche ancestrale, se seraient diversifiés sur les Dasyatidae apparus plus tard à partir du stock Rhinobates, l'essentiel de l'évolution se faisant ensuite par la conquête de nouveaux microbiotopes. Les Calicotylinae directement issus des Monocotylinae ancestraux se seraient spécialisés à un mode de vie caractérisé par une nette tendance à l'endoparasitisme. Ils ont eux-mêmes été à l'origine de plusieurs phénomènes de capture chez quelques Squales et chez la Chimère (Holocéphale). Les Dendromonocotylinae résultent d'une spécialisation à un substrat cutané ; cette orientation se limitant aux Myliobatiformes.

Quant aux Merizocotylinae, ils sont actuellement inféodés aux fosses nasales, avec des exemples dans les principaux groupes de Batoïdes y compris les Torpediniformes. De par la morphologie de leur hapteur ils apparaissent comme les plus spécialisés (Fig. 1).

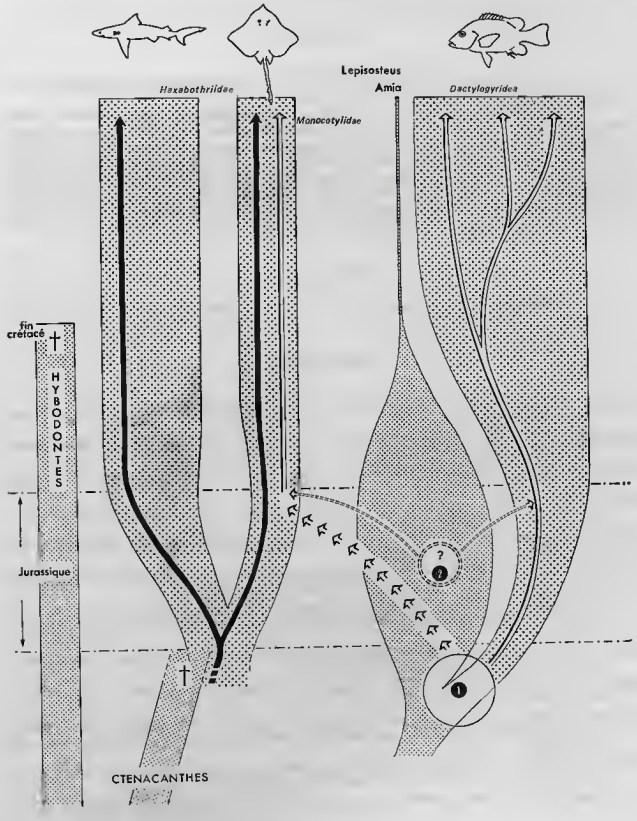
Les Rhinobatoïdei et les Dasyatidae apparaissent comme des « hôtes-clé » de l'évolution des Monocotylidae. Si la pauvreté des Mobulidae peut s'expliquer par une écologie différente (ces Raies étant actuellement nectiques et non benthiques), il n'en est pas de même pour les Torpilles dont le parasitisme est curieux : *Epicotyle torpedinis* et *Empruthotrema torpedinis* sont manifestement des captures, mais le cas des Amphibdellatidae qui leur sont spécifiques mérite une étude détaillée.

Fig. 2. — Hypothèse sur l'origine et l'évolution des Monocotylidae (Monopisthocotylea) et des Hexabothriidae (Polyopisthocotylea).

L'étude comparée du parasitisme des Sélaciens par les Hexabothriidae et des Monocotylidae permet d'envisager une origine différente pour ces deux familles de Monogènes. Les Hexabothriidae seraient dès leur origine des parasites de Sélaciens et leur évolution chez ces hôtes s'est faite conformément à la règle de Farenholz (flèches sombres).

Les Monocotylidae présentant de grandes affinités avec les Dactylogyridea de Téléostéens, nous suggérons l'hypothèse d'une origine commune. Les Monocotylidae seraient alors des parasites de capture à partir du stock ancestral (1) d'où sont aussi issus les Dactylogyridea de Téléostéens actuels (flèches claires). Cette hypothèse n'exclut pas un rôle éventuel des faunes de Poissons disparues (Hyhodontes, Cténacanthes, Holostéens, etc...). Nous avons noté ici l'éventualité d'une origine commune aux Dactylogyridea et aux Monocotylidae à partir d'un stock ancestral (2) chez les Holostéens. Il faut alors admettre un phénomène de double capture. (Les flèches interrompues représentent des phénomènes de capture).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Il est toujours délicat, chez les parasites en général et chez les Monogènes en particulier, d'essayer d'imaginer leur évolution en fonction de leurs hôtes.

Dans le couple hôte-parasite, on ne possède des éléments paléontologiques que chez l'hôte. Notre hypothèse sur l'origine et l'évolution des Monocotylidae, basée sur l'étude des formes vivantes reste de ce fait hasardeuse et discutable. Chez les Monogènes, toutes les réflexions de ce type restent subordonnées à un éventuel rôle des hôtes actuellement disparus mais dont les populations fossiles attestent leur importance dans les faunes antérieures (Holostéens, Ctenacanthes, Hyhodontes, etc...). Il serait étonnant, compte tenu de l'existence de phénomène de capture chez ces Plathelminthes monoxènes, que ces formes d'hôtes disparues n'aient pas joué un rôle dans l'évolution de leurs Parasites.

Remerciements :

Nous remercions monsieur Henri Cappetta, spécialiste de Sélaciens, pour son aide amicale.

BIBLIOGRAPHIE

Baer, J. G. et Euzet, L., 1961. — Classe des Monogènes. In « Traité de Zoologie ». P. P. Grassé, Masson Édit., T. 4, 1er fascicule, 243-325.

Bychowsky, B. E., 1957. — Monogenetic Trematodes, their systematics and phylogeny (en Russe). Akad. Nauk. C.C.C.P., 1-509.

Cappetta, H., 1980. — Les Sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. II. *Batoïdes. Paleontographica.* Abt. A., *168* (5-6), 149-229.

Compagno, L. J. V., 1973. — Interrelationships of living elasmobranchs. *Zool. J. Linnean Society*, Suppt. N° *1*, 53, 15-61.

Euzet, L. et Combes, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mémoire de la Soc. Zool. France*, n° *40*, tome 3, 239-285.

Euzet, L. et Maillard, C., 1974. — Les Monogènes Hexabothriidae Price, 1942. Historique, Systématique et Phylogenèse. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 3e série, *206*, Zool. 136, 113-141.

Euzet, L. et Maillard, C., 1976. — Mécanisme de fixation à l'hôte de quelques Hexabothriidae Price, 1942 (en Russe). Vol. « In memorian B. E. Bychowsky ». *Inst. Biol. Ped. Akad. Nauk. U.S.S.R. 34* (137), 115-122.

Kearn, G. C., 1968. — The larval development of *Merizocotyle* sp. a monocotylid Monogenean from the nasal fossae of *Raia undulata. Parasitology, 58*, 921-928.

Kearn, G. C., 1970. — The oncomiracidia of the monocotylid Monogeneans *Dictyocotyle coeliaca* and *Calicotyle kroyeri. Parasitology, 61*, 153-160.

Lambert, A., 1980a. — Oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea (Plathelminthes). 2e partie. Structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea. *Ann. Parasit. Hum. Comp. 55* (3), 281-325.

Lambert, A., 1980b. — Oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea (Plathelminthes). 1re partie. Développement post-larvaire. *Ann. Parasit. Hum. Comp. 55* (2), 165-198.

Llewellyn, J., 1957. — Host specificity in Monogenetic Trematodes. In « First Symposium on host-specificity among Parasites of Vertebrates UISB et Université de Neuchâtel, 199-211.

Source : MNHN, Paris

Young, P. C., 1967. — A taxonomic revision of the subfamilies Monocotylinae Gamble, 1896 and Dendromonocotylinae Hargis 1955 (Monogenoidea, Monocotylidae). *J. Zool. Lond.*, *153*, 281-422.

DISCUSSION

Gayet. — Quels sont les Téléostéens parasités ?

Lambert. — Tous.

Llewellyn. — To derive the Monocotylidae from the Dactylogyridae requires a posterior migration of some hooks.

Lambert. — Je pense qu'il est préférable de baser une classification sur des caractères larvaires plutôt que sur un organe de fixation variable.

Euzet. — Je suis d'accord avec M. Lambert pour utiliser la chétotaxie des larves dans la classification. Le système nerveux est moins soumis à des changements adaptatifs que l'organe de fixation.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SPÉCIFICITÉ DES TRÉMATODES DE POISSONS

PAR

C. MAILLARD

Lorsque l'on étudie les Trématodes, l'on est frappé par leur dispersion parmi les Vertébrés et le manque apparent de spécificité, certaines familles (Opisthorchiidae, Microphallidae, Plagiorchiidae, etc...) étant présentes dans toutes les classes de Vertébrés.

Pourtant, si l'on ne considère que les Trématodes de Poissons, l'on s'aperçoit que la majorité des espèces ne se rencontre que chez ces hôtes, et que de nombreuses superfamilles ont une spécificité étroite avec les Poissons. Les Azygioidea, les Bucephaloidea, les Fellodistomoidea ne sont parasites (à une ou deux exceptions près) que de Poissons. C'est d'ailleurs cette répartition qui a conduit les auteurs d'ouvrages systématiques (Yamaguti, 1971, en particulier) à présenter les Trématodes selon les classes de Vertébrés, hôtes définitifs.

Chez les Trématodes de Poissons, la notion de spécificité est assez confuse, mais l'on peut faire un certain nombre de constatations. Pour présenter ces constatations, nous considérerons la spécificité à deux niveaux :

— la spécificité « *sensu stricto* », qui concerne les relations d'une espèce de parasite avec une ou plusieurs espèces d'hôtes,

— la spécificité « *sensu lato* » qui comprend les relations de parasites, de taxons d'un niveau supérieur à l'espèce (genre, famille, etc...) vis-à-vis des différents groupes taxonomiques de leurs hôtes. Dans ce type de relations, le terme de spécificité nous paraît impropre puisqu'il ne s'agit plus d'espèce. Peut-être existe-t-il une dénomination pour les désigner. Dans le cas contraire, il conviendrait de leur trouver un nom pour rendre plus compréhensible la littérature sur les relations phylétiques hôte-parasite.

A. — SPÉCIFICITÉ « SENSU STRICTO »

Chez les Trématodes de Poissons, elle peut être oioxène, sténoxène ou euryxène, selon les définitions proposées par Euzet et Combes, 1980.

1. — *Spécificité oioxène.*

Une espèce de Trématode ne peut vivre que chez une espèce de Poisson. Comme l'avait souligné Manter à Neuchâtel, en 1957, la majorité des espèces de Trématodes de Poissons ne sont parasites que d'un seul hôte. Depuis, de nombreux auteurs ont souligné cette oioxénie (Yamaguti, 1952, 1953 ; Zhukov, 1976).

Dans l'étang de Thau (France), où nous avons réalisé plusieurs cycles évolutifs de Trématodes, tous les petits Poissons sont porteurs d'un nombre important de métacercaires des six Trématodes

Source : MNHN, Paris

parasites à l'état adultes du Loup (*Dicentrarchus labrax*). Seul ce Poisson s'infeste et jamais les autres Poissons ichthyophages de l'étang (*Anguilla, Flesus*, etc...). De même, bien que *D. labrax* consomme de nombreuses Crevettes et de nombreuses *Nereis*, nous n'avons jamais observé d'individus parasités par *Helicometra* ou par *Deropristis*, dont les métacercaires sont présentes dans ces deux hôtes intermédiaires.

2. — *Spécificité sténoxène.*

Dans ce cas, une espèce de Trématode se rencontre dans des Poissons systématiquement voisins.

Ces cas sont nombreux. Ainsi, certaines espèces de Haploporidae ou de Haplosplanchnidae se rencontrent indistinctement chez toutes les espèces de Muges méditerranéens (*Mugil, Liza, Chelon*), mais uniquement chez eux, comme cela a pu être prouvé expérimentalement.

3. — *Spécificité euryxène.*

Dans ce dernier cas, une espèce se rencontre dans de nombreux hôtes. Les exemples ne sont pas rares chez les Trématodes de Poissons, bien que nettement moins nombreux que les précédents.

Ainsi, *Azygia lucii* (Mueller, 1776) (Azygiidae) et *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 (Bucephalidae) se rencontrent dans la majorité des super-ordres de Téléostéens et même chez les Chondrostéens.

Il faut cependant remarquer que les espèces très ubiquistes sont généralement les espèces-types des genres ou des familles. Elles ont donc été décrites les premières et l'on peut supposer que de nombreuses confusions ont été faites à une époque où les critères taxonomiques étaient peu nombreux. Ce sont ces confusions qui persistent dans la littérature. L'affinement des méthodes de détermination et surtout la réalisation expérimentale des cycles évolutifs montrent que, très souvent, ces espèces sont composites et formées de plusieurs espèces jumelles.

Podocotyle atomon (Rudolphi, 1802) est une espèce de Opecoelidae euryxène, qui a été décrite dans des Téléostéens très divers et même des Sélaciens. Des expériences pratiquées avec des Cyprinidae, des Percidae, des Catostomidae et des Centrarchidae, ont montré que seules les espèces du genre *Lepomis* (appartenant à cette dernière famille) pouvaient être infestées par l'adulte.

Même dans les cas où l'euryxénie a été prouvée expérimentalement (comme pour *Azygia lucii*, par exemple), il apparaît qu'il existe des hôtes définitifs principaux et des hôtes définitifs secondaires (Odening, 1974). Le problème posé par *Azygia lucii* est cependant loin d'être entièrement résolu puisque Frolova et Sbcherhina (1976) ont montré expérimentalement que l'on pouvait distinguer, chez le Brochet, des individus de *A. lucii*, à petits œufs et des individus à gros œufs, et qu'à partir de ces œufs, on obtenait des cercaires différentes chez deux Mollusques distincts : *Esox lucius* est donc l'hôte de deux espèces de *Azygia* (*A. lucii* et *A. inopinata*). Peut-être existe-t-il d'autres espèces de *Azygia*, actuellement nommée à tort *A. lucii*. C'est ce que laisse supposer le travail de Koval (1971) qui trouve chez des individus de *Azygia lucii*, récoltés chez huit Poissons différents, huit dispositions des glandes vitellogènes.

Robde (1978) démontre que le degré de spécificité des Trématodes de Poissons augmente des hautes latitudes vers les basses, les Digènes oioxènes étant beaucoup plus nombreux dans les mers chaudes que dans les mers froides. Cet auteur explique ce gradient par une spécificité d'ordre écologique : les Trématodes ont généralement une stratégie de type R et peuvent infester plusieurs espèces d'hôtes dans les hautes latitudes où les espèces sont moins nombreuses et moins séparées écologiquement.

Ces idées sont intéressantes, car il est certain que les faunes sont moins diversifiées dans les mers froides que dans les mers chaudes. Les recoupements des régimes alimentaires des différentes espèces de Poissons, plus nombreux dans les hautes latitudes, faciliteraient le changement d'hôte pour les Trématodes qui utilisent ces chaînes alimentaires. Cependant, cette pauvreté en espèces, compensée par un plus grand nombre d'individus, se retrouve aussi dans les étangs saumâtres où nous

Source : MNHN, Paris

avons travaillé et comme nous l'avons dit précédemment, les Trématodes de ces milieux ont une spécificité étroite qui tend à prouver une spécificité d'ordre phylétique, plutôt qu'écologique.

L'euryxénie des espèces des régions froides du globe est donc à prouver expérimentalement afin de vérifier l'existence de ce gradient de spécificité. En règle générale, cette spécificité *sensu stricto* est oio-stenoxène chez les Poissons, ce qui est en contradiction avec ce que l'on constate pour les Trématodes de Vertébrés supérieurs qui sont généralement très euryxènes.

B. — SPÉCIFICITÉ « SENSU LATO »

Dans ce cas, le phénomène est inverse : les parasites de taxons d'un niveau supérieur à l'espèce, présentent tous une grande ubiquité.

Des représentants des différents genres ou familles de Trématodes de Poissons se rencontrent dans tous les groupes de ces hôtes. Ainsi, chez les Bucephalidae, le genre *Bucephalus* se rencontre aussi bien en eau douce chez les Siluridae (Ostariophysi), les Esocidae (Protacanthopterygii), les Anguillidae (Elopomorpha) et les Salmonidae qu'en eau de mer chez les Acanthopterygii (*Bucephalus carangis*, parasite de Carangidae), les Clupeomorpha (*B. clupae*), les Parancanthopterygii (*B. gadorum*, parasite de Gadiformes), les Chondrosteens (*B. polymorphus*, parasite de *Huso*) et les Sélaciens (*B. confusus*, parasite de *Raja*).

Cette ubiquité des genres et des familles est la règle générale pour les Trématodes de Poissons.

Elle présente cependant quelques exceptions. Toujours chez les Bucephalidae par exemple, les quatre espèces du genre *Alcicornis* sont parasites de Téléostéens du genre *Caranx* et sept espèces sur huit du genre *Dollfustrema* sont parasites de Murènes (*Gymnothorax*). On peut aussi citer la sous-famille des Enenterinae (Opecoelidae) dont les trois genres renferment dix espèces, sont tous parasites de Poissons du genre *Kyphosus*, et la famille des Mesometridae dont les cinq espèces, réparties en deux genres, sont parasites de *Box salpa*. Cependant, même dans ces cas, il ne semble pas possible de mettre en évidence d'évolution répondant à la règle de Farenholz entre les Poissons et les Trématodes.

En conclusion, les quelques tentatives de phylogenèse de Trématodes de Poissons, même sur des groupes restreints (Bayssade-Dufour et Maillard, 1974 ; Pritchard, 1966 ; Gibson et Bray, 1979), n'ont montré aucune similitude avec la phylogenèse des Poissons-hôtes.

Les espèces de Trématodes considérées comme primitives à cause de leur cycle, ne sont pas inféodées à des Poissons primitifs. Ainsi, les espèces de la famille des Sanguinicolidae sont parasites de Poissons marins ou dulçaquicoles. On les rencontre chez les Sélaciens et les Holocéphales, mais aussi dans les différents ordres de Téléostéens et elles ne montrent pas de spécificité d'ordre phylogénique (Smith, 1972).

La spécificité vis-à-vis des Mollusques, premiers hôtes intermédiaires, est nettement plus marquée et les progrès des connaissances sur les cycles évolutifs ont permis de mettre en évidence certains points importants :

— le nombre des Mollusques-hôtes est nettement inférieur au nombre des Vertébrés-hôtes. Une même espèce de Mollusque peut abriter plusieurs Trématodes d'espèces voisines, et même très éloignées. Dans une même biocénose, des individus peuvent montrer des doubles et même des triples infestations (James, 1969 ; Vaes, 1979) ;

— malgré le grand nombre d'espèces de Mollusques, les Trématodes sont limités à certains groupes. Ainsi, les Monorchiidae ne sont parasites que de *Venerida*, de même que les Fellodistomidae (mis à part les cycles découverts par Køie (1979, 1980) dont le Mollusque est un *Nucula* et *Proctoeces* parasite de *Mytilidae*), la majorité des Lepocreadiidae sont parasites de Buccinoidea et la majorité des Haploporidae, parasites des Rissoidea.

Comme l'avait supposé Leuckart en 1886, et par la suite de nombreux auteurs (Rohde, 1971 ; Wright, 1971 ; Richard, 1971 ; Pearson, 1972, etc...), les Trématodes semblent être, à l'origine, des

Source : MNHN, Paris

parasites de Mollusques qui ont conquis les Vertébrés beaucoup plus tard, quand les Poissons étaient bien différenciés. La spéciation s'est faite sans doute grâce à la conquête, par les Trématodes, de nouveaux hôtes-Vertébrés isolant ainsi génétiquement les parasites adultes.

Dans certains cas, les Trématodes semblent avoir évolué plus rapidement que leurs hôtes et l'on peut trouver plusieurs espèces d'un même genre ou d'une même famille dans des organes différents d'un même bôte.

Cependant, comme nous l'avons dit précédemment, il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de mettre en évidence d'évolution parallèle entre les Trématodes et leurs hôtes Poissons. Peut-être la connaissance de cycles nouveaux, permettra-t-elle de mieux comprendre l'évolution de ces parasites et leurs rapports avec les Poissons.

BIBLIOGRAPHIE

Bayssade-Dufour, C. et C., Maillard, 1974. — Chetotaxie de quatre cercaires d'Allocreadioidea. *Ann. Par. Hum. comp.*, *49* : 521-554.

Euzet, L. et C., Combes, 1980. — Les Problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. In « Les Problèmes de l'espèce dans le règne animal », T. *III. Mém. Soc. Zool. France*, n° *40* : 239-283.

Frolova, E. N. et T. V., Shcherbina, 1976. — « Sur la composition spécifique du genre *Azygia* Looss, 1899 (Trematoda, Azygiidae) dans les Lacs Kareliens ». Nauchnye Doklady. Leningradskogo. Gosudarstvenogo Pedagogichesko Instituta. *XXVIII Gertsenoskie Chteniya, Biologiya* : 18-22.

Gibson, D. I. et R. A., Bray, 1979. — The Hemiuroidea : terminology systematic and evolution. *Bull. Brit. Mus.* (*Nat. Hist.*) *Zool.* series 36 (2) : 35-146.

James, B. L., 1969. — The Digenea of the intertidal Prosobranch, *Littorina saxatilis* (Olivi). *Sonder Z. f. Zool. Syst. Evoluionforschung* 7 (4) : 273-316.

Køie, M., 1979. — On the morphology and life history of *Monascus* (= *Haplocladus*) *filiformis* (Rudolphi 1819) Looss, 1907 and *Steringophorus furciger* (Olsson, 1868) Odbner, 1905 (Trematoda, Fellodistomidae). *Ophelia*, *18* : 113-132.

Køie, M., 1980. — On the morphology and life history of *Steringotrema pagelli* (Van Beneden, 1871) Odhner, 1911 and *Fellodistomum fellis* (Olsson, 1868) Nicoll, 1909 (Syn. *S. ocavutum* (Lebour, 1908) Yamaguti, 1953) (Trematoda, Fellodistomidae). *Ophelia*, *19* (2) : 215-236.

Leuckart, K. G., 1886. — The parasites of Man and the diseases which proceed from them. Transl. W. E. Hoyle, Edinburgh.

Maillard, C., 1976. — Distomatoses de Poissons en milieu lagunaire. Thèse d'État. Université de Montpellier, 383 p.

Manter, H., 1957. — Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés. Université de Neuchâtel, imp. Attinger : 185-198.

Odening, K., 1974. — A valuation of the vertebrate hosts in the life-cycle of *Azygia* (Trematoda). Proc. 3e Intern. Congress of Parasitol. *1* : 424-425.

Pearson, J. C., 1972. — A phylogeny of life cycle patterns of the Digenea. Advances in Parasitology, *10*, Academic Press, London : 153-189.

Pritchard, M. H., 1966. — Studies on digenetic trematodes of hawaiian fishes : Family Opecoelidae Ozaki, 1925. *Zool. Jb. Syst. Bd. 93*, 173-202.

Richard, J., 1971. — La chêtotaxie des Cercaires. Valeur systématique et phylétique. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. A, Zool., *67*, 1-179.

Rohde, K., 1971. — Phylogenetic origin of trematodes. *Parasit. Schreine*, *21* : 17-27.

Rohne, K., 1978. — Latitudinal difference in host specificity of Marine Monogenea and Digenea. *Marine Biology*, *47* : 125-134.

Smith, J. W., 1972. — The blood flukes of cold-blooded Vertebrates and some comparaison with the Schistosomes. *Helm. Abs.* Serie A, *42* (2) : 161-204.

Source : MNHN, Paris

VAES, M., 1979. — Multiple infection of *Hydrobia stagnorum* (Gmelin) with larval Trematodes. *Ann. Par. Hum. comp.*, *54* (3) : 303-312.

YAMAGUTI, S., 1952. — Parasitic worms mainly from Celebes. Part 1. New digenetic trematodes of fishes. *Acta Med. Okayama*, *8* : 146-198.

YAMAGUTI, S., 1953. — Parasitic worms mainly from Celebes. Part 3. Digenetic trematodes of fishes II. *Acta Med. Okayama*, *8* : 257-295.

YAMAGUTI, S., 1971. — Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates (2 parts). Keigaku publishing Co. Tokyo, Japan, 1074.

WRIGHT, C. A., 1971. — Flukes and Snails. Science of Biology series n° 4. G. Allen et Unvin ed. London : 13-168.

ZHUKOV, E. V., 1976. — Specific feature of the trematode fauna of coastalfish in Cuba (Gulf of Mexico) Problemy Zoologii. Zool. inst. A.N. SSSR : 37-39.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE DES COPÉPODES PARASITES DE POISSONS EN RELATION AVEC CELLE DES HÔTES

PAR

André RAIBAUT

La sous-classe des Copépodes comprend de nombreuses espèces libres et parasites d'Invertébrés et de Vertébrés ayant conquis tous les domaines aquatiques. La classification des Copépodes a fait l'objet de nombreux écrits, quelquefois non concordants, et jusqu'à un passé très récent la plupart des Copépodologistes utilisaient une des classifications les plus anciennes, à savoir celle de Sars (1903). La principale difficulté d'établir une systématique cohérente de ce groupe est due à la présence de nombreuses espèces profondément modifiées par le parasitisme, donc très éloignées morphologiquement du type « Copépode libre » dont elles proviennent. C'est à un spécialiste de Copépodes parasites de Poissons (Kabata, 1979) que nous devons la plus récente classification des Copépodes et qui a reçu l'adhésion de la grande majorité des Copépodologistes, comme l'atteste le dernier document paru dans la revue Monoculus en date de février 1981. Grâce à une étude précise de la morphologie, principalement du complexe buccal, les différents groupes de Copépodes ont pu être caractérisés.

LES GRANDES LIGNES DE LA SYSTÉMATIQUE ACTUELLE DES COPÉPODES PARASITES DE POISSONS

Les Copépodes parasites de Poissons appartiennent à trois ordres : Cyclopoida, Poecilostomatoida et Siphonostomatoida (Fig. 1).

Cyclopoida : Les Cyclopoïdes libres sont actuellement bien représentés dans tous les milieux aquatiques continentaux. C'est à partir de ces formes libres et dans ces mêmes milieux que se sont différenciées les seules espèces parasites de Téléostéens (Cyprinidae principalement) regroupées dans l'unique famille des Lernaeidae constituant environ 5 % de l'ensemble des Copépodes parasites de Poissons. Les Cyclopoïdes se sont également diversifiés dans le milieu marin avec des formes libres et parasites, ces dernières n'ayant que des hôtes invertébrés (Ascidies, notamment).

Poecilostomatoida : A côté de nombreuses espèces parasites ou associées à divers Invertébrés, les Copépodes poécilostomes sont parvenus à parasiter plusieurs espèces de Poissons marins. Ils représentent environ 20 % des Copépodes parasites de Poissons. Il est à remarquer que les Poecilostomes parasites de Poissons se rencontrent principalement sur des Téléostéens et que, parmi ces Copépodes, les espèces les plus proches de l'ordre précédent appartiennent à la famille des Ergasilidae qui est la seule à comporter plusieurs espèces parasites de Téléostéens dulçaquicoles.

Source : MNHN, Paris

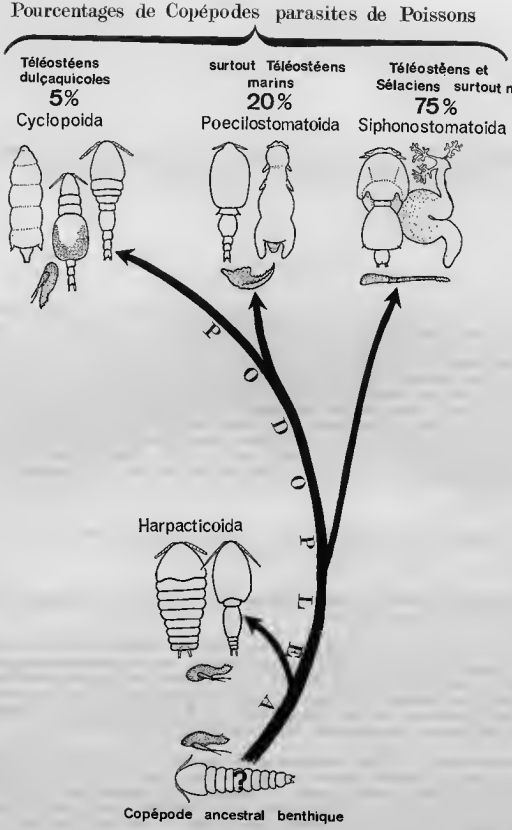


FIG. 1. — Situation des Copépodes parasites de Poissons dans la phylogénie des Copépodes (d'après Kabata, 1979).

Source : MNHN, Paris

Siphonostomatoida : c'est dans cet ordre que l'on trouve le plus grand nombre de Copépodes parasites de Poissons (environ 75 % de l'ensemble). Ces Copépodes typiquement marins se rencontrent aussi bien chez des Sélaciens que des Téléostéens. C'est également parmi les Siphonostomes que se trouvent de nombreuses espèces parasites d'Invertébrés marins, parfois extrêmement modifiées comme celles appartenant à la famille des Xenocoelomidae.

Il ne fait aucun doute que le parasitisme le plus ancien apparu probablement au sein d'ancêtres libres benthiques évoqués par certains Harpacticoïdes actuels se situe dans les Siphonostomatoida qui ont pu développer une structure buccale parfaitement adaptée au parasitisme, c'est-à-dire un siphon armé de deux stylets (mandibules). En revanche, dans les deux autres ordres le parasitisme est bien plus récent, notamment les Cyclopoïdes qui ont conservé l'armature buccale du type gnathostome caractérisant les copépodes libres.

Il nous a semblé intéressant de prendre dans l'ordre des Siphonostomatoida quelques exemples afin d'examiner la distribution de ces parasites en fonction des divers Poissons-hôtes. Nous avons choisi dans ce but trois familles de Copépodes Siphonostomes parasitant soit des Téléostéens (Hatschekiidae), soit des Sélaciens (Eudactylinidae et Kroyeriidae). Ces trois familles ont été choisies d'une part, en raison du fait qu'elles sont assez proches morphologiquement et d'autre part, parce qu'elles ne comportent que des parasites branchiaux le plus souvent hématophages.

POSSIBILITÉS D'UTILISATION DES COPÉPDDES PARASITES DE POISSONS CDMME INDICATEURS DE RELATIDNS PHYLÉTIQUES ENTRE LES HÔTES

Famille des Hatschekiidae : Cette famille comprend cinq genres dont le plus représentatif, le genre Hatschekia, comporte 75 espèces sténoxènes. Le deuxième genre (Prohastschekia), avec trois espèces uniquement, est voisin du précédent. Les trois autres genres (Congericola, Pseudocongericola et Bassettithia) sont représentés par cinq espèces toutes parasites de Téléostéens Anguilliformes, principalement de Congridae.

L'examen de la distribution des espèces appartenant aux genres Hatschekia et Prohatschekia dans le monde montre que des Téléostéens appartenant à huit ordres différents sont susceptibles d'être parasités (Fig. 2). Ces ordres montrent une certaine homogénéité dans les hôtes qui appartiennent aux Paracanthopterygiens et aux Acanthopterygiens (Greenwood et coll., 1966) avec l'exception des Anguilliformes où deux espèces du genre Hatschekia sont présentes. Rappelons que sur les cinq genres de la famille des Hatschekiidae, trois sont parasites d'Anguilliformes.

On remarquera en outre que quatre ordres sont nettement plus parasités par les espèces des genres Hatschekia et Prohatschekia. Il s'agit des Perciformes, des Béryciformes, des Tétraodontiformes et des Scorpaeniformes. Est-ce l'indication d'affinités étroites entre ces quatre ordres ? Ajoutons enfin qu'une telle distribution se retrouve dans une même zone géographique, à savoir le Sénégal.

Famille des Eudactylinidae : Elle comprend sept genres dont les deux plus importants sont les genres Eudactylina et Nemesis avec respectivement 23 et 10 espèces. Les espèces du genre Eudactylina sont sténoxènes. La distribution de ces espèces en fonction des bôtes est très hétérogène. Sept ordres de Sélaciens comportent des espèces parasitées par Eudactylina (Fig. 3). Certains de ces ordres sont très éloignés systématiquement, tels que les Squaliformes et les Carcharhiniformes (Compagno, 1973). En d'autres termes, les espèces du genre Eudactylina se sont très largement réparties au sein des Elasmobranches aussi bien sur des espèces épipélagiques que benthiques. Cette disparité peut traduire la présence dans le genre Eudactylina de plusieurs groupes d'espèces ayant des affinités différentes. Une étude morphologique détaillée de toutes ces espèces devrait permettre de répondre à cette hypothèse.

Ce phénomène se retrouve avec le genre Nemesis qui, à l'inverse du genre précédent, comprend des espèces le plus souvent euryxènes. Dans ce cas, nous nous sommes limités à l'étude d'une espèce,

Source : MNHN, Paris

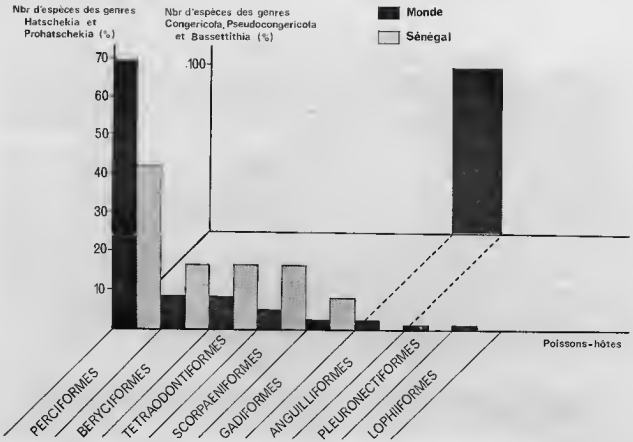


FIG. 2. — Distribution des espèces de la famille des Hatschekiidae en fonction de la systématique des hôtes.

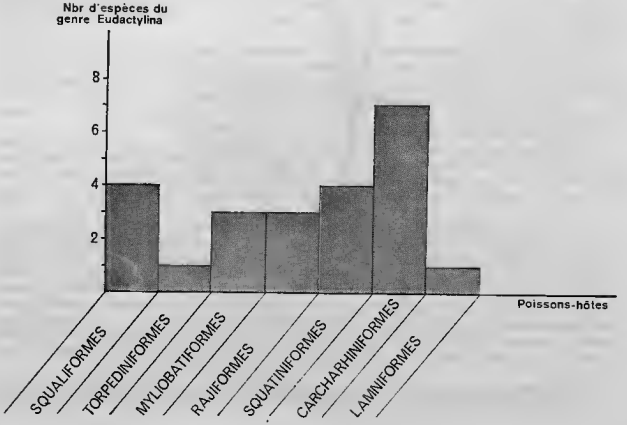


FIG. 3. — Distribution des espèces du genre Eudactylina en fonction de la systématique des hôtes.

Source : MNHN, Paris

Nemesis robusta, qui est une des mieux connues et qui ne présente pas de spécificité parasitaire. Ce Copépode a été signalé dans le monde sur 27 espèces de Sélaciens appartenant en grande majorité aux Carcharhiniformes (Fig. 4). Pour les autres groupes d'hôtes, l'hétérogénéité existe avec notamment un hôte primitif du genre Hexanchus, mais on notera que les Galéomorphes sont relativement bien représentés.

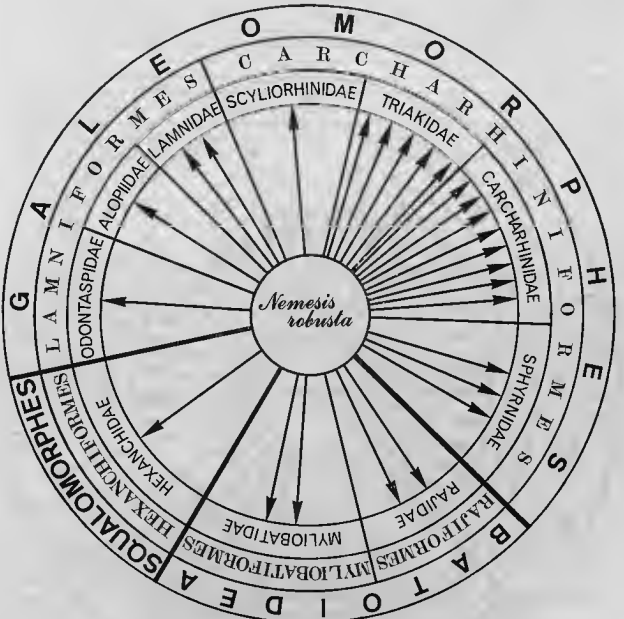


FIG. 4. — Distribution de *Nemesis robusta* en fonction de la systématique des hôtes.

Par conséquent, les Copépodes de la famille des Eudactylinidae ne peuvent, dans l'état actuel de nos connaissances, être utilisés comme indicateurs de rapports systématiques pouvant exister entre les hôtes. Nous avons donc examiné une autre famille de Copépodes parasites de Sélaciens, c'est-à-dire la famille des Kroyeriidae.

Source : MNHN, Paris

Famille des Kroyeriidae : Cette famille, morphologiquement homogène, ne comprend que deux genres Kroyeria et Kroyerina avec respectivement 20 et 2 espèces. Nous avons examiné la répartition des espèces du genre Kroyeria numériquement représentatives de la famille. Ces espèces, en majorité euryxènes, montrent une distribution particulièrement homogène au sein des Galéomorphes (Fig. 5) comprenant beaucoup de squales épipélagiques répandus dans le monde, expliquant la très large distribution géographique de leurs parasites. Deux espèces de Kroyeria ont été toutefois signalées sur des Sélaciens du genre Squalus. Dans un cas, il s'agit d'une espèce dont la validité est à confirmer (*Kroyeria acanthias vulgaris* Hesse, 1878). L'autre cas concerne une observation rare et localisée (Essafi et Raibaut, 1977) de *Kroyeria carchariaeglauci* (parasite fréquent de *Prionace glauca*) chez *Squalus blainvillei*.

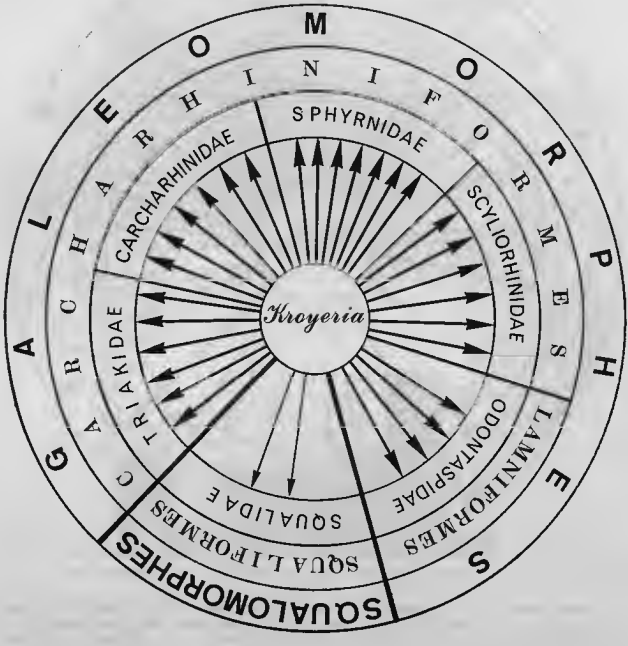


FIG. 5. — Distribution des espèces du genre Kroyeria en fonction de la systématique des hôtes.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Ces quelques exemples empruntés à des Copépodes parasites ayant le même mode de vie et la même localisation sur l'hôte montrent qu'il peut exister des relations entre la systématique des hôtes et celle de leurs parasites. Il convient toutefois d'être très prudent car plusieurs facteurs peuvent interférer comme des différences de structures anatomiques (au niveau du tégument par exemple), les caractéristiques écologiques des espèces hôtes et leur distribution géographique. Il faut enfin souligner l'extraordinaire plasticité adaptative des Copépodes parasites comme l'attestent par exemple les espèces du genre Pennella qui vivent enfoncées dans les masses musculaires de leurs hôtes. Si, parmi la trentaine d'espèces connues de ce genre, la plupart sont parasites de Téléostéens marins, cinq espèces ont été récoltées sur des hôtes pour le moins insolites pour des Copépodes parasites, c'est-à-dire des Cétacés. L'une de ces dernières, *Pennella crassicornis*, a même été observée sur des Téléostéens (*Mola mola*, *Naucrates ductor*, *Xiphias gladius*) et sur deux Cétacés (*Ziphius cavirostris* et *Balaenoptera musculus*).

BIBLIOGRAPHIE

Compagno, L. J. V., 1973. — Interrelationships of living elasmobranchs. In : Interrelationships of Fishes, *Zool. Journ. Linnean Soc.*, Suppl. 1, *53*, 15-61.

Essafi, K. et A., Raibaut, 1977. — Copépodes parasites de Poissons de Tunisie (deuxième série). *Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie*, *12*, 23-38.

Greenwood, P. H., D. E., Rosen, S. H., Weitzman et G. S. Myers, 1966. — Phyletic studies of Teleostean Fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, *131*, 4, 341-455.

Kabata, Z., 1979. — Parasitic Copepoda of British Fishes. The Ray Society, 468 p.

Sars, G. O., 1903. — Copepoda Calanoida. In : An account of the Crustacea of Norway, with short descriptions, and figures of all the species, 4, I-VI, 1-171.

DISCUSSION

Euzet. — Pourquoi y a-t-il très peu de Copépodes chez les Torpédiniformes ?

Raibaut. — Les Torpédiniformes ont des Copépodes.

Fain. — Le cycle évolutif des Copépodes est-il connu ? La larve apporte-t-elle des éléments utilisables pour la systématique ?

Raibaut. — Oui, mais nous manquons de beaucoup d'informations.

Aeschlimann. — Les larves Nauplius des différents types des copépodes sont-elles très différentes ?

Raibaut. — Non, c'est surtout la suite du développement qui diffère.

Source : MNHN, Paris

CLÔTURE DU COLLOQUE

Au cours de la réunion terminale, une discussion générale s'établit entre les participants « Vertébristes » et « Parasitologistes ».

Parmi les nombreuses suggestions qui sont faites pour continuer cette collaboration, il apparaît qu'en dehors des symposiums, les contacts directs entre chercheurs constituent la solution la plus efficace et la plus réaliste.

Les très nombreux problèmes clairement posés par les Vertébristes au cours du Colloque vont orienter vraisemblablement de nombreuses recherches de parasitologie au cours des années à venir.

En outre, lorsque le besoin s'en fera sentir, il sera possible aux Vertébristes d'exprimer leurs desiderata par des notes et informations destinées à paraître dans des périodiques de parasitologie.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

1 564 014 T 79

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

19 2

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Etbnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cryptogamie (Mycologie, Algologie, Bryologie et Lichénologie). Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboretoire de Phanérogamie.

Flore du Gabon. Laboretoire de Pbanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboretoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Etbnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Nématologie, Laboratoire de Zoologie (Vers).

Source : MNHN, Paris